

Aus dem Physiologischen Institut der Philipps-Universität Marburg
Direktor: Prof. Dr. H. Hensel

**Neurale Afferenz cutaner
Mechano- und Thermoreceptoren
bei Selachiern**

Inauguraldissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der gesamten Medizin
dem Fachbereich Humanmedizin der
Philipps-Universität Marburg

Vorgelegt von
Dr. Karlheinz Nier
aus Mülheim/Ruhr

Marburg/Lahn 1977

**Aus dem Physiologischen Institut der Philipps-Universität Marburg
Direktor: Prof. Dr. H. Hensel**

**Neurale Afferenz cutaner
Mechano- und Thermorezeptoren
bei Selachlern**

Inauguraldissertation

**zur Erlangung des Doktorgrades der gesamten Medizin
dem Fachbereich Humanmedizin der
Philipps-Universität Marburg**

**Vorgelegt von
Dr. Karlheinz Nier
aus Mülheim/Ruhr**

Marburg/Lahn 1977

THE UNIVERSITY OF LEEDEN
LIBRARY

Deutsche Literatur
Medizin und Therapie
des Lebens

Verlag von
J. Neumann, Neudamm
1894



THE UNIVERSITY OF LEEDEN
LIBRARY

Angenommen vom Fachbereich Humanmedizin
der Philipps-Universität Marburg am: 28.1.1977
Drucklegung mit Genehmigung des Fachbereichs.

Dekan:	Prof. Dr. med. F. Neurath
Referent:	Prof. Dr. med. H. Hensel
Correferent:	Prof. Dr. med. K. Golenhofen



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INHALTSVERZEICHNIS

	(Kapitel/Thema)	(Seite)
1.	EINLEITUNG	7
1.1	Zur Bedeutung der cutanen Mechano- und Thermo- reception	8
1.2	Erläuterungen zur Thematik	8
1.3	Auswahl und Ableitung der Testbedingungen	10
2.	MATERIAL UND METHODIK	13
2.1	Präparation	14
2.2	Ableit- und Registriertechnik	15
2.3	Mechanische Stimulation	19
2.4	Thermische Stimulation	22
3.	ERGEBNISSE	25
3.1	Generelle Merkmale der Reiztransformation	26
3.2	Spezifische Mechanoafferenzen	34
3.3	Unspezifische Mechano- und Thermoafferenzen	78
3.4	Spezifische Thermoafferenzen	99
3.5	Synopsis der biophysikalischen Reiz- und Einfluß- faktoren	117
4.	DISKUSSION	125
4.1	Vergleichende Betrachtung der Transformations- eigenschaften	126
4.2	Übertragungskapazität der Mechanoafferenzen	142
4.3	Systemtheoretische Interpretation der Vibrations- schwellen	145
4.4	Polytropen-Approximation der Transformationskenn- linien	149
5.	ZUSAMMENFASSUNG	153
6.	LITERATUR	159
7.	PERSÖNLICHE DATEN UND ANMERKUNGEN	171

EINLEITUNG

(1)

1.1 Zur Bedeutung der cutanen Mechano- und Thermoreception

"Die Leistungsfähigkeit der somato-visceralen Sensibilität ist mit der jeder anderen Sinnesmodalität durchaus vergleichbar" (Schmidt, 1976). Dennoch werden die sogenannten "niederen Sinne" bzw. das "Getast" (Dittler, 1962; Schmidt, 1971) - im Gegensatz zu Gesicht und Gehör - zuweilen in ihrer bio- und ökologischen Bedeutung unterschätzt.

Für die epikritische und protopathische Komponente der Wahrnehmung bestimmter Reizqualitäten sowie für die unbewußte Reizvermittlung als physiologische Voraussetzung zahlreicher Reflex- und Regulationsmechanismen stellt die Gesamtheit der Hautsinne ein unverzichtbares Transformationsorgan dar. Dieses besitzt zugleich Fähigkeiten zur quantitativen Erfassung der verschiedenen Reizparameter wie zur Selektion und Kanalisierung der entsprechenden afferenten Informationsströme.

1.2 Erläuterungen zur Thematik

Unsere Vorstellung über die Transformation mechanischer und thermischer Reize in der menschlichen Haut basiert größtenteils auf elektrophysiologischen Untersuchungen an Säugern (z.B. Fitzgerald, 1940; Hensel und Zotterman, 1951; Hensel, 1952; Witt und Hensel, 1959; Hunt und McIntyre, 1960; Tapper, 1965; Brown und Iggo, 1967). Ihre Relevanz für das Verständnis der cutanen Sinnesleistungen ist unbestritten, insbesondere wegen der neueren Ausweitung dieser Untersuchungen auf Primaten einschließlich des Menschen (Hensel und Boman, 1960; Lindblom, 1965; Widen und Knutsson, 1967; Talbot et al., 1968; Vallbo und Hagbarth, 1968).

Andererseits wurden bedeutende Ansätze und Ergebnisse der Grundlagenforschung gerade durch vergleichende Betrachtung und Analyse der unterschiedlichen, artspezifischen Gegebenheiten aufgedeckt, wie sie in submammalischen Vertebraten, bei Vögeln, Reptilien und Amphibien sowie bei Fischen, anzutreffen sind (Adrian et al., 1931; Hoagland, 1933a; Keidel, 1955; Hensel, 1955, 1956; Lowenstein, 1956; Lindblom, 1963; Späth, 1967; Proske, 1969; Kenton et al., 1971; Necker, 1973; McIntyre, 1975).

Verhaltensversuche über die cutane Sensibilität an Fischen verschiedener Spezies deuteten schon früh auf eine hochentwickelte Mechano- und Thermoreception (Wells, 1914; Regnart, 1928; v.Frisch und Stetter, 1932; Bull, 1936; Dijkgraaf, 1940). Im klassischen Dressurexperiment fand Dijkgraaf (1940), daß "die Fische am ganzen Körper wärme- und kälteempfindlich" sind. Ließen sich seine Probanden "leicht auf Erwärmung und Abkühlung des umgebenden Wassers um 1°C dressieren", so ermittelte Bull (1936), daß Knochenfische schon auf geringere Temperaturdifferenzen ($0,03 - 0,07^{\circ}\text{C}$) reagieren. Während das Seitenliniensystem bei der Temperaturwahrnehmung nach Dijkgraaf (1940) keine Rolle spielen soll, kommt diesem jedoch bei der Perception mechanischer Ereignisse, wie z.B. von diffusen Strömungsreizen, besondere Bedeutung zu (Dijkgraaf, 1967). Aber auch eine punktförmige, taktile Stimulation der übrigen Haut kann mit relativ hoher Genauigkeit lokalisiert werden, wie Lissmann (1946) durch Auslösung von Schutzreflexen und "lokomotorischen Rhythmen" bei Selachiern nachwies.

Für die receptorische Versorgung der Fischhaut kommen in erster Linie die zahlreichen freien, epidermalen Nervenendigungen, zum anderen eine wechselnde Dichte korpuskulärer, subepidermal ge-

legener Zellen in Betracht, die "terminal nerve corpuscles" (Wunderer, 1908; Withear, 1952; Lowenstein, 1956). Beide Zelltypen, beispielsweise als Druckrezeptoren der Flossenregion von Scyllium, liefern neurale Afferenzen bei lokaler Haut- bzw. Gewebedeformation (z.B. herrührend von aktiven oder passiven Körperbewegungen) und dienen als Berührungs- sowie als Propriozeptoren (Lowenstein, 1956).

Bisher ist jedoch über die Transformation und Codierung diskreter mechanischer und thermischer Reize in der Selachierhaut nur wenig bekannt. Das Ziel der vorliegenden Arbeit war daher, insbesondere an die elektrophysiologische Studie von Lowenstein (1956) anschließend, durch eine quantitative Untersuchung der mechano- und thermosensiblen Hautafferenzen im Einzugsbereich des N. facialis und des N. infraorbitalis zur Ergänzung dieser Kenntnisse beizutragen.

1.3 Auswahl und Ableitung der Testbedingungen

Zur Erhebung der mechanischen und thermischen Transformationscharakteristik cutaner Rezeptoren war zunächst die Auswahl bzw. Definition geeigneter Testbedingungen erforderlich. Eine besondere Rolle spielten in diesem Zusammenhang die biologisch wichtigen physikalischen Parameter der natürlichen Umwelt von Scyllium.

Als benthische, marine Spezies ist *Scyliorhinus canicula* "vorzugsweise auf algenbewachsenen Sandbänken in 10 bis 85 m Tiefe" (Muus und Dahlström, 1968) anzutreffen. Damit sind die Tiere kontinuierlich einem der Wassertiefe und -dichte proportionalen "Vordruck" sowie diskontinuierlich einer Reihe von verschiedenartigen, bei-

spielsweise mechanisch-thermischen, Kontaktreizen ausgesetzt (durch Wasserströmung, Berührung mit Festkörperoberflächen u.ä.). Neben den statischen und dynamischen Parametern des cutanen Druckes bzw. der Hautdeformation kommt daher auch der Temperatur und ihren abgeleiteten Kenngrößen eine zentrale Bedeutung zu - einmal als unmittelbar transformierbarer Reiz, zum anderen als ein wesentlicher Modifikationsfaktor der cutanen Mechanoafferenz.

Nach den dargelegten Überlegungen wurden für die mechanische Reizung punktuelle, an einer Placoidschuppe ansetzende und zur Hautoberfläche orthogonale Achsialekursionen eines Mikrovibratorstiftes vorgesehen. Unter Beachtung der natürlichen Gegebenheiten (bei Tiefen zwischen 0 und 100 m entsprechend einem Dauervordruck von 0 bis ca. 100 p/mm^2) waren nach vorausgegangenen In-Situ-Untersuchungen der mechanischen Eigenschaften der Haut (Nier, 1972; unveröffentlicht) Deformationen bzw. Einsenkungstiefen der Hautoberfläche zwischen 0 und $340 \mu\text{m}$ zu berücksichtigen. Die höheren Werte der statischen Indentationen lagen überwiegend oberhalb eines quasi-proportionalen Intervalles des Quotienten von Auflagedruck und Hautdeformation, so daß die (lineare) Hookesche Relation (Tregear, 1966) nur bedingt Anwendung finden kann. Außer der Applikationskomponente und dem Bereich der Reizintensität - letztere nach Setzepfand (1935) nicht als Druck, wie im Zusammenhang mit dem Gehör üblich, sondern meist als Auslenkungsamplitude angegeben - war ferner die Zeitfunktion der dynamischen Reizkomponente festzulegen. Obgleich eine reine Sinusvibration in der natürlichen Umwelt von Scyllium wohl selten anzutreffen sein mag, wurde im Hinblick auf die Möglichkeit einer systemtheoretischen Interpretation der Transformationskennlinien weitgehend die Sinusfunktion $f_1(t) = A \sin \omega t$ mit A als Maximal-

amplitude und w als Kreisfrequenz der Oszillation sowie die Sprungfunktion $f_2(t) = S(t)$ gewählt (vgl. dazu Grodins, 1963; Oppelt, 1964; Milhorn, 1966). Das hier bevorzugte Verfahren der Frequenzanalyse stützt sich insbesondere auf das Fourier-Theorem, demzufolge eine große Zahl der unter Realbedingungen anzutreffenden (Reiz-)Zeitfunktionen approximativ als Summe harmonischer Kreisfunktionen (Grundwelle und Oberwellen) mit unterschiedlicher Frequenz und Amplitude aufgefaßt werden kann. In Einzelfällen wurden zur Klärung besonderer Signalwandlereigenschaften des Receptors auch die Rampen- und die Dreiecks-Zeitfunktionen wegen ihrer konstanten Steigungsphasen benutzt.

Für die Thermostimulation kamen ebenfalls sowohl statische als auch dynamische Reize, hier ausschließlich als Temperatur-Sprungfunktionen, in Betracht. Ein Variationsbereich der Temperatur von 3 bis 30°C erschien sinnvoll, da er den von Nordsee-, Kanal- und Atlantikküste bekannten jahreszeitlichen Temperaturhub von ca. 5 auf 19°C sowie das physiologische Arbeitsintervall anderer thermosensibler Afferenzen der Selachier (z.B. der Lorenzinischen Ampullen; Hensel, 1955; Hensel und Nier, 1971) von etwa 7 bis 28°C überdeckt.

MATERIAL UND METHODIK

(2)

Die experimentellen Untersuchungen wurden im Herbst 1974, im Frühjahr und Sommer 1975 sowie im August 1976 an insgesamt 39 adulten Katzenhaien (*Scyliorhinus canicula*) teils an der Meeresstation der Biologischen Anstalt Helgoland (52 Versuchsserien), teils im Institut für Physiologie der Universität Marburg (26 Versuchsserien) durchgeführt. Die Versuchstiere (mit Körperlängen zwischen 45 und 70 cm) wurden in der Straße von Dover aus ca. 30 m Wassertiefe bei einer Wassertemperatur von $+9,5^{\circ}\text{C}$ gefangen und bis zum Versuchstermin in meerwasserdurchströmten, temperierbaren Tanks an die Temperatur 12°C adaptiert.

2.1 Präparation

Zur Herstellung der funktionsfähigen In-Vitro-Präparate wurde nach Durchtrennen des Rückenmarkes aus der Gesichtsregion beidseitig perioral jeweils ein ca. 1 bis 2 cm² großes Hautareal einschließlich des subcutanen Bindegewebes entnommen. Diese Hautproben waren lateral von der mandibularen Seitenlinie an der Umschlagfalte des Mundwinkels lokalisiert. Da die Innervation dieses Bereiches durch die Rami mand. ext. ventr. nervi VII sowie die Rami mand. ext. nervi V erfolgt, wurden die beiden peripheren Hirnnervenanteile auf jeder Seite auf 2 bis 3 cm Länge freipariert und an der Insertionsstelle, dorsal vom Spiraculum (N.VII) bzw. nach Verlassen der Orbita (N.V), durchtrennt. Zur Konservierung der isolierten Hautareale und der beiden peripheren Nervenanteile bis zum Beginn der Nervenpräparation und Messungen wurden verschiedene isotone Lösungen (Fühner, 1908; Lyman und Fleming, 1940; Hodgkin und Katz, 1949; Forster und Taggart, 1950) sowie teilweise auch autologer zerbroschinaler Liquor (Murray, 1965) mit

der entsprechenden Adaptationstemperatur verwendet. Die ionalen Komponenten der künstlichen Ringer-Lösungen sind in Tab. 2.1.A zusammengestellt.

Tab. 2.1.A

Selachier-Ringer-Lösungen.

Substanzen in g/l	Forster und Taggart	Hodgkin und Katz	Lyman und Fleming	Fühner
NaCl	22,0	18,0	16,38	20,0
KCl	0,52	0,5	0,894	0,1
CaCl ₂	0,44	0,4	1,11	0,2
MgCl	0,47	0,5	-	-
NaHCO ₃	0,47	0,5	0,38	0,2
Urea	29,0	10,0	21,6	25,0
NaH ₂ PO ₄	-	-	0,06	-
Glucose	-	-	1,0	-
H ₂ O	ad 1000	ad 1000	ad 1000	ad 1000

Als Ergänzung der In-Vitro-Untersuchungen wurden an Tieren aus einem neutralen (nicht adaptierten) Pool mit entsprechender Methodik und Zielsetzung 6 In-Situ-Versuchsreihen durchgeführt (Immobilisierung mit Flaxedil / Durchströmung der Kiemen mit O₂-angereichertem Seewasser).

2.2 Ableit- und Registriertechnik

Die Ableitung der neuralen Impulsmuster erfolgte in einem gegen niederfrequente elektromagnetische Störungen abgeschirmten Meßraum mittels einer ringergefüllten, fein ausgezogenen Glaskapillare

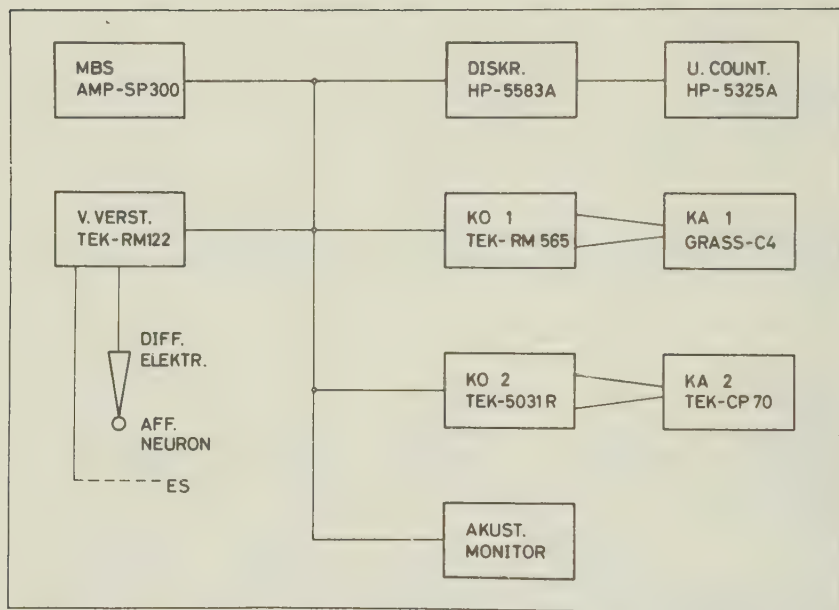


Abb. 2.1

Blockdiagramm des Neurokanales: Geräteblöcke mit Verschaltung zur Ableitung und Registrierung der neuronalen Impulsmuster sowie zur Datenreduktion. Gerätespezifikation in Text. Elektromagnetische Schirmung (ES), afferentes Neuron im Schnitt (AFF.NEURON), differente Elektrode (DIFF.ELEKTR.), Vorverstärker (V.VERST.), Magnetbandspeicher (MBS), Diskriminator (DISKR.) und Universalzähler (U.COUNT.), Kathodenstrahlloszillographen 1 und 2 (KO1/KO2) mit Registrierkameras 1 und 2 (KA1/KA2), akustischer Monitor (AKUST.MONITOR).

(Hensel, 1952; Hensel und Boman, 1960), die an eine Platin-elektrode angekoppelt war. Obgleich damit ein erosionsfestes Edelmetall in den Eingangsstromkreis geschaltet wurde und keine erkennbare Oberflächenreaktion zwischen Elektrode und Gewebe resultierte, wurde bei einem Teil der Versuche zur Vermeidung auch minimaler, elektrolytisch bedingter Vorpolarisationen unpolarisierbares Elektrodenmaterial aus Ag-AgCl in Verbindung mit hochohmigen Vorverstärkern verwendet.

Das Blockdiagramm des gesamten Neurokanales ist in Abb. 2.1 dargestellt. Gegen elektromagnetische Störfelder abgeschirmt, wurden die neuralen Impulsmuster unsymmetrisch am afferenten Neuron über eine differente Elektrode abgegriffen und einem hochohmigen Vorverstärker (V.VERST: Tektronix-RM122) zugeleitet. Dieses Signal wurde um den Faktor $\mu = 10^3$ mit einer Bandbreite von 80 Hz bis 1KHz verstärkt und stand schließlich am Ausgang elektrischer Adapterstufen zur Verfügung für die akustische Kontrolle (AKUST.MONITOR: Eigenbaugerät), zur analogen Speicherung auf den FM-Kanälen eines fünfspurigen Magnetbandspeichers (MBS: Ampex-SP300, 1/4-Zoll-Konfiguration) sowie für die fortlaufend filmische und einzelphotographische Registrierung mit Hilfe zweier Kameras (KA1/KA2: Grass-Filmkamera C4 und Tektronix-Einzelbildkamera CP-70). Diesen Kameras waren zwecks optischer Kontrolle zwei Kathodenstrahl-Oszillographen (KO1/KO2: beide zweistrahlig, Tektronix-RM565 und Tektronix-5031R) vorgeschaltet. Der zweite Oszillograph konnte dank seiner Speicher-Bildröhre auch zur Vermessung einzelner, nicht periodischer Reiz- und Antwortkonstellationen benutzt werden. Außerdem wurden die afferenten Impulsmuster in einem zweikanaligen "Fenster"-Verstärker mit Schwellen-Diskri-

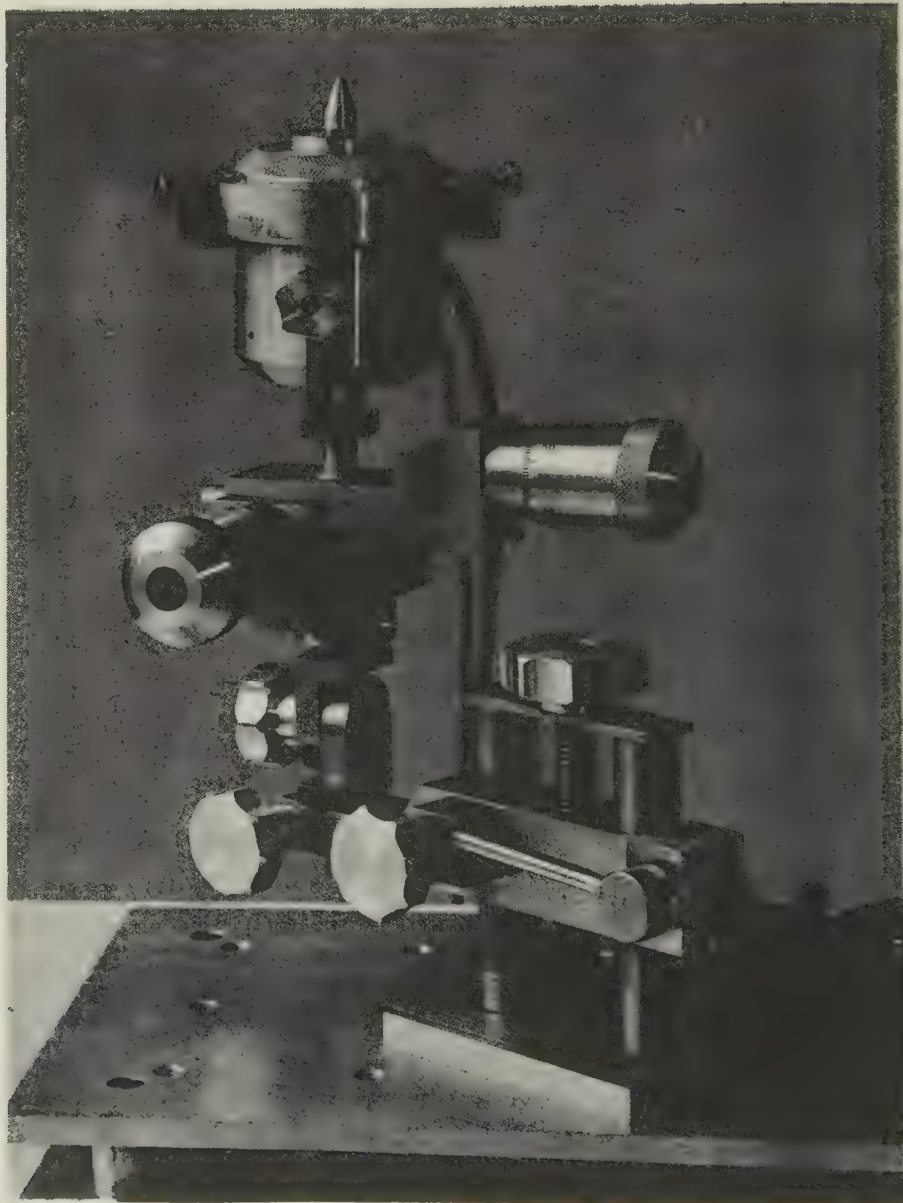


Abb. 2.2

Mechanischer Mikroviibrator mit Grundplatte und Mikropositionierung

minator (DISKR: Hewlett-Packard-5583A) separiert und gemeinsam mit der eingangsseitigen, periodischen Reiz-Zeitfunktion einem Universalzähler (U.COUNT: Hewlett-Packard-5325A) zur Datenreduktion, der Bestimmung der Synchronisationsrate, der mittleren Impulsphasenlage und ähnlicher, auf die Zyklusdauer des Reizes bezogener Signalkennwerte, zugeführt.

2.3 Mechanische Stimulation

Zur mechanischen Stimulation der Rezeptoren mit definierten Reiz-Zeitfunktionen wurde ein spezieller Mikrovibrator mit feinmechanischer Mikropositionierung (Abb. 2.2) entwickelt (Nier, 1970, 1972). Sein Antrieb, ein elektrodynamisches System, steuerte analog zur Eingangsspannung die Vibratorachse aus. Der erzeugte Achsialhub wurde von einer linearisierten Brückenschaltung aus Dehnungs-Meßstreifen aufgenommen mit dem Vorteil hoher meßtechnischer Auflösung.

Die gerätetechnische Ausstattung des Mechanokanales für Antrieb und Hubkontrolle zeigt Abb. 2.3. Antriebsseitig (unterer Kanalzweig der Abb. 2.3) steuern drei Aggregate, ein Gleichspannungskompensator (DC-KOMP: DC-Pegel, Eigenbaugerät), ein Impulsgenerator (I.GEN: Grass Instruments S44) mit Trenneinheit (TE: Grass-Instruments SIU) sowie ein Funktionsgenerator (F.GEN: Exact-126) wahlweise synchronisiert oder separat über einen Adapter mit variablem RC-Filter den Leistungsverstärker an (L.VERST: Harrison-6824A, max. Ausgangsleistung 50 W in einem Frequenzband von 0 bis 100 KHz). Das vorgewählte Sinus-, Rechteck-, Dreieck- oder Rampensignal mit variablem Gleichspannungs-Pegel wird verstärkt und führt schließ-

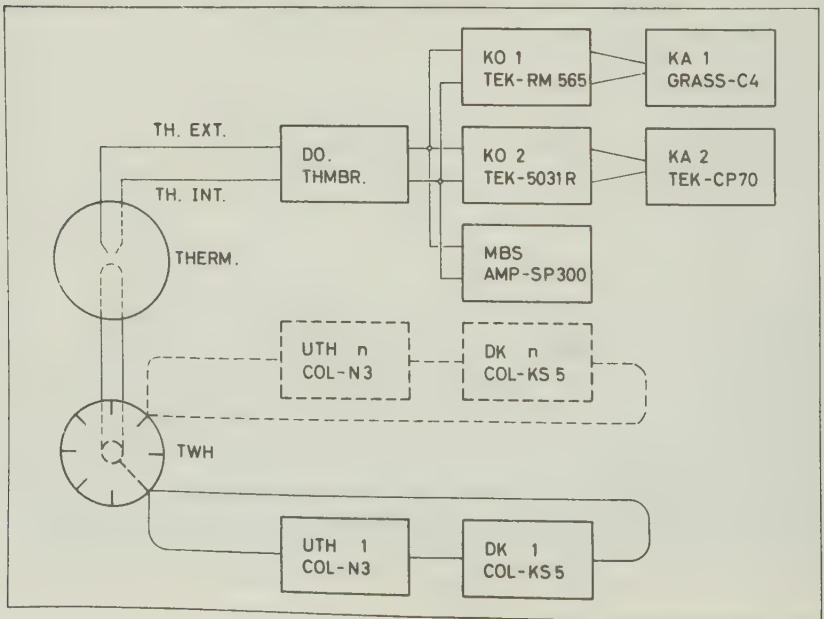
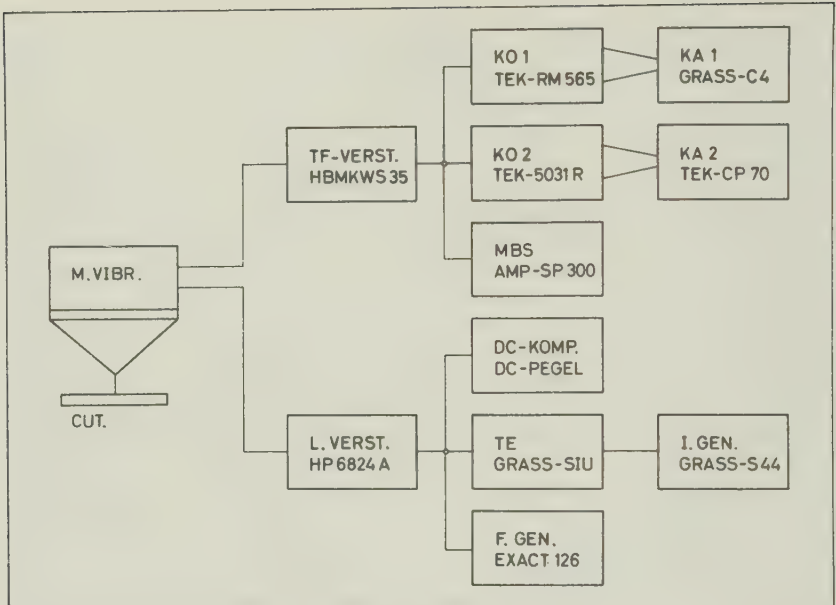


Abb. 2.3

Blockdiagramm des Mechanokanales: Geräteblöcke mit Verschaltung zur mechanischen Stimulation der cutanen Rezeptoren. Gerätespezifikation im Text. Isoliertes Hautareal (CUT.) an Mikrovibrator (M.VIBR.) angekoppelt. Antriebsseite des Vibrators in der unteren Bildhälfte: Leistungsverstärker (L.VERST.) verbunden mit Gleichspannungs-Kompensator (DC-KOMP.), mit Trenneinheit (TE) und Impulsgenerator (I.GEN.) sowie mit Funktionsgenerator (F.GEN.); Meßseite des Vibrators in der oberen Bildhälfte: Trägerfrequenz-Verstärker (TF-VERST.) verbunden mit den Registriereinheiten (KO. 1/2, KA.1/2 und MBS) analog zum Neurokanal.

Abb. 2.4

Blockdiagramm des Thermokanales: Geräteblöcke mit Verschaltung zur thermischen Konditionierung und Stimulation der cutanen Rezeptoren. Gerätespezifikation im Text. Thermode (THERM.) über einen 8-kanaligen Temperaturwahlhahn (TWH) mit $n = 7$ Ultrathermostaten (UTH.1/n) und Durchflußkühlaggregaten (DK.1/n) verbunden. Temperaturmessung mit internem und externem Thermistor (TH.INT./EXT.) im Anschluß an eine Doppel-Thermistoren-Meßbrücke (DO.THMBR.). Analoge Datenaufzeichnung mit den mehrkanaligen Registriereinheiten (KO.1/2, KA.1/2 und MBS) analog zum Neurokanal.

lich zu einem entsprechenden Achsialhub des Mikrovibrators (M.VIBR: Eigenbaugerät). Die reversible Ankopplung der Vibratorachse an das isolierte Hautareal (CUT.) wird erreicht durch spannungsfreie Fixation der Achsenspitze (aushärtendes Paraffin) an einer Placoidschuppe der Selachierhaut.

Die Messung des Achsialhubes erfolgt mittels einer DMS-Vollbrücke aus komplementären Paaren von Halbleiter-Dehnungsmeßstreifen zur Temperaturkompensation, die an einen Trägerfrequenz-Meßverstärker (TF-VERST: Hottinger-Baldwin-Meßtechnik KWS/35) angeschlossen ist. Entsprechend der Auslegung des Vibrators für Hubamplituden von 0 bis 700, μm wird bei einer Bandbreite von 800 Hz eine meßtechnische Auflösung von ca. 60dB erreicht. Wegen der außerordentlich hohen Linearität des Meßverstärkers (Abweichung max. 0,15%) konnten die zu Eichzwecken mit Hilfe eines Okularmikrometers bis 10, μm herab gemessenen Achsialhübe für den Hubbereich unter 10, μm extrapoliert werden. Für Phasen-Auswertungen im oberen Frequenzbereich ist für die gesamte Meßanordnung eine konstante Signallaufzeit von 330, μsec zu berücksichtigen.

Zur präzisen Manipulation des Vibrators dient eine feinmechanische Mikropositionierung (vergl. Abb. 2.2), die eine Einstellung von Neigungswinkeln zu den orthogonalen Achsen sowie eine Vorwahl der Vibratorposition in zwei Koordinaten mit einer Untersetzung von 10^{-2} (ein Teilungsintervall von 1mm entsprechend 10, μm Vorlauf) erlaubt.

2.4 Thermische Stimulation

Die apparative Ausstattung der Anlage zur Thermostimulation ist

in Abb. 2.4 zusammengestellt. Die thermische Konditionierung und Reizung der cutanen Rezeptoren übernahm die in einer speziellen Meßkammer angebrachte Thermode (THERM: verbessert nach Hensel, 1955; Hensel und Nier, 1971), die von $n = 7$ Ultrathermostaten und angeschlossenen Kühlaggregaten (UTH1/n: Colora-N3 und DK1/n: Colora-KS5) mit Wasser konstanter Temperatur zwischen 0 und 36°C durchströmt werden konnte. Die Zeitkonstante der Thermode war in dieser Schaltung unter Wechsel der spezifischen Vordrucke, der Leitungsquerschnitte und -längen zwischen 1 und 10 sec variabel. Außer konstanten Temperaturreizen konnten mit dieser Anordnung Temperatursprünge mit unterschiedlicher Flankensteilheit appliziert werden. Eine dünne Lackschicht über der metallischen Thermode gewährleistete eine volle elektrische Isolation des Präparates gegenüber der Meßkammer und dem Wasserkreislauf, was als Voraussetzung für die Benutzung des symmetrischen Einganges des hochohmigen Vorverstärkers im Neurokanal zu beachten war.

Die Temperaturmessung erfolgte über zwei Subminiatur-Thermistoren (SEL/U23US) innerhalb der Thermode (TH.INT.) sowie innerhalb des cutanen Bindegewebes (TH.EXT.). Damit wurde die aktuelle Thermoden-temperatur bzw. die thermische Randbedingung des Receptorpräparates kontrolliert. Linearisierte, elektronische Schaltungen einer Doppel-Meßbrücke (DO.THMBR: Eigenentwicklung) ergaben im relevanten Temperaturbereich analoge Ausgangswerte von $230 \text{ mV}/^{\circ}\text{C}$. Die Aufzeichnung der Temperatur-Zeitverläufe wurde wie im Neuro- und Mechanokanal über die DC-Eingänge der mehrkanaligen Registriereinheiten (Magnetbandspeicher MBS und Oszillographenkameras KA1/KA2) vorgenommen.

Bei der Messung der Reizsignale und der afferenten Impulsmuster

war allerdings zu berücksichtigen, daß zu ihrer elektronischen Synchronregistrierung ein fünfkanaliger Magnetbandspeicher zur Verfügung stand, bei der photographischen oder filmischen Aufzeichnung durch die Oszillographenkamera dagegen nur zwei unabhängige Kanäle vorhanden waren. Damit konnte im Bild neben der neuralen Antwort jeweils nur das primäre Reizsignal (z.B. bei mechanospezifischen Afferenzen die Mikrovibration) demonstriert werden.

ERGEBNISSE

(3)

3.1 Generelle Merkmale der Reiztransformation

Vor der Untersuchung der Transformation spezieller Reizkonstellationen und -zeitfunktionen sollen zunächst einige grundlegende Prinzipien und Merkmale der cutanen Signalwandlung dargelegt werden, die für die verschiedenen Gruppen der analysierten Afferenzen von Bedeutung sind.

Im Gegensatz zu den hochspezialisierten Reizleitungs- und Empfangsapparaten sowie den hochspezifischen Receptorzellen von Auge und Ohr gilt die Haut mit ihrer epidermalen und corialen Schichtstruktur als ein relativ unspezialisiertes Reiz-Antransportorgan. Entsprechend groß ist die Vielfalt der in ihr lokalisierten Receptorpopulationen nach Form und Funktion. Ein deutlicher Einfluß auf die Effektivität und Selektivität der Haut als Sinnesorgan bzw. auf die Fähigkeit, nur bestimmte Reize mit Hilfe ihrer Rezeptoren umzuwandeln, kann jedoch durch die Tiefenlage der Sinneszellen wie durch die Einschaltung besonderer Anhangsgebilde (Haare, Nägel, Schuppen u.a.) bewirkt werden. Bei den Selachiern ist die Außenhaut dicht mit Placoidschuppen besetzt (für *Scyllium* ca. 240 Sch./cm^2), so daß ein mechanischer Kontakt mit Oberflächen fester Körper praktisch stets über die Placoidschuppe vermittelt werden muß. Mechanische und thermische Reize eines flüssigen oder gasförmigen Mediums können hingegen direkt auf die Hautoberfläche einwirken. Unter natürlichen Gegebenheiten ist die Kombination beider Reizarten die Regel.

Für die neurale Versorgung der mandibularen Perioralregion kamen insbesondere die Hautäste der N. facialis und infraorbitalis in Betracht. Wie die Voruntersuchung ergab, führten beide Hirnnerven

sowohl mechanische und thermische als auch gemischte Afferenzen der Haut (Abb. 3.1.1) - allerdings in sehr unterschiedlichem Ausmaß. Die externen Äste des N. facialis, welche gleichzeitig die Seitenlinien-Kanäle sowie die Lorenzinischen Ampullen innervierten, übertrugen im mittleren Temperaturbereich einen hohen Anteil spontaner Aktivität. Diese Dauerentladung war deutlich temperaturabhängig. Ihre Erregungen erhielten die spontan tätigen Fasern größtenteils von den Receptorzellen der Lorenzinischen Ampullen. Andererseits ließen sich auch von der Seitenlinie und dem benachbarten Hautareal spezifisch mechanische und spezifisch thermische Afferenzen auslösen. Daneben fanden sich einige unspezifische mechano- und thermosensible Fasern. Das "Spezifitätsprofil", die Relation der Quantität mechanisch (M), mechanisch-thermisch (MT) und rein thermisch (T) reagierender Einheiten, ergab nach Auswertung von 29 Nervenpräparaten der cutanen Facialisäste:

$$M / MT / T = 3 / 9 / 17.$$

In den analogen Abschnitten des N. trigeminus bzw. des N. infra-orbitalis war dagegen nur ein außerordentlich geringer Anteil der afferenten Fasern spontan aktiv, und zwar innerhalb desselben mittleren Temperaturbereiches. Die unspezifischen, mechanisch-thermischen Einheiten traten hier jedoch mehr hervor, während die spezifisch mechanischen Afferenzen von der Mandibularhaut entschieden überwogen. 78 untersuchte Afferenzen lieferten folgendes Spezifitätsprofil: $M / MT / T = 59 / 15 / 4$.

Obwohl die mandibularen Äste der beiden Hirnnerven sich im relativen Anteil der drei Affferenzengruppen wesentlich unterschieden, wurde bezüglich der nachfolgend dargelegten Transformationseigenschaften für mechanische und thermische Reize eine Reihe prinzi-

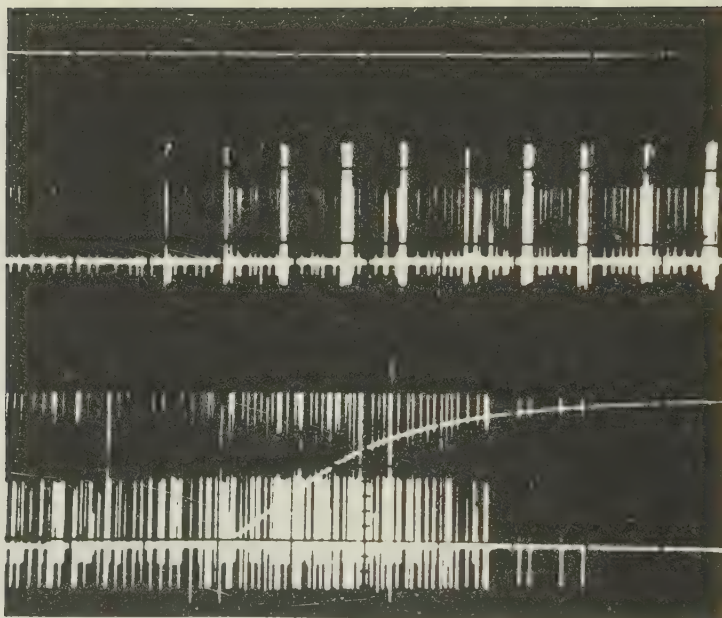


Abb. 3.1.1

Neurale Afferenz eines dünnen Facialis-Präparates bei verschiedenen mechanisch-thermischen Reizkonstellationen an der perioralen Hautoberfläche.

Oberer Ausschnitt: Spontanentladung einer thermospezifischen Einheit (kleine Aktionspotentiale) und Salvenentladung einer unspezifischen Einheit (große Aktionspotentiale) bei konstanter Temperatur (24°C) und periodischen, punktuell applizierten Wechsedrücken (leichte, manuell ausgeführte Nadelberührungen der Haut).

Unterer Ausschnitt: Reaktion beider Einheiten auf Erwärmung, Temperatursprung $+6^{\circ}\text{C}$ ausgehend von 18°C bei gleichbleibendem Auflagedruck (Nadelgewicht/Punktfläche). Zeitmaßstab: 1 sec/Div.

pieller Übereinstimmungen festgestellt. Wegen des günstigeren Mengenverhältnisses wurden die Ergebnisse der mechanisch-vibratorischen Tests vorwiegend von Einzel- und Mehrfaserpräparaten des N. infraorbitalis gewonnen. Diese Fasern erlaubten überdies eine bessere Zuordnung der Afferenzen zu bestimmten Receptorpopulationen der Haut, als das wegen der Mitinnervation verschiedener intra- und epicutaner Organe (Seitenlinien, Lorenzinische Ampullen) bei den mandibularen Facialispräparaten möglich war.

Aus der charakteristischen Reaktion des Receptors ließ sich nicht nur seine Spezifität, sondern darüber hinaus sein spezieller, submodaler Antworttypus ableiten. Die oben genannten temperaturabhängigen, spontanen Impulsmuster entstammten ausschließlich kälteempfindlichen Einheiten. Cutane Wärmeafferenzen wurden nicht gefunden. In Übereinstimmung mit den klassischen Merkmalen der kältesensiblen Thermoreceptorengruppe (Hensel, Iggo und Witt, 1960; Hensel, 1966, 1973) besaßen alle thermospezifischen Testpräparate der Selachierhaut

1. einen Anstieg der Impulsrate bei schneller Abkühlung,
2. keine Impulse bei schneller Erwärmung oder Hemmung einer vorher bestehenden Dauerentladung,
3. eine temperaturabhängige stationäre Dauerentladung bei konstanter Temperatur,
4. kein Ansprechen auf mechanische Reize oder zumindest eine wesentlich höhere Schwelle als die der spezifischen Mechanorezeptoren sowie
5. eine quantitative thermische Empfindlichkeit, welche der des menschlichen Temperatursinnes vergleichbar ist.

Die Definitionen 1, 2, 3 und 5 können bei geeigneten Reizkonstellationen

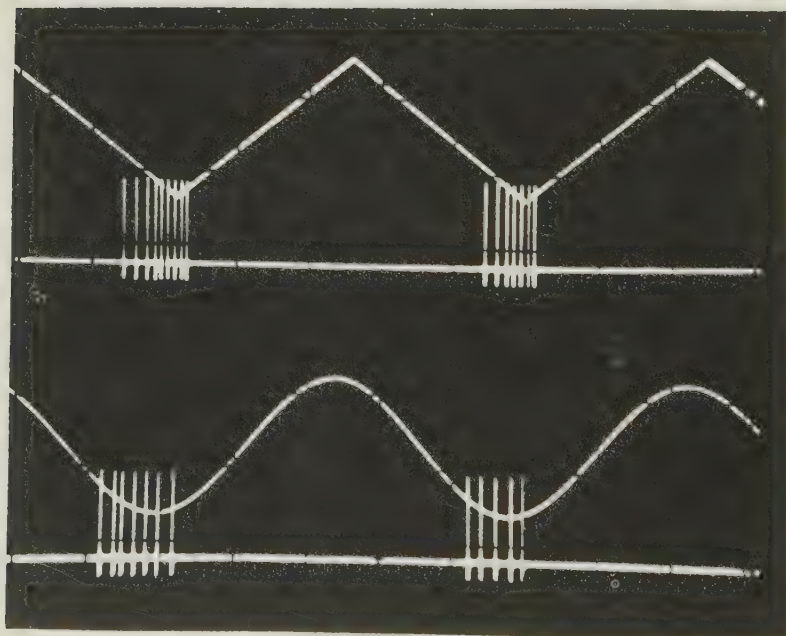
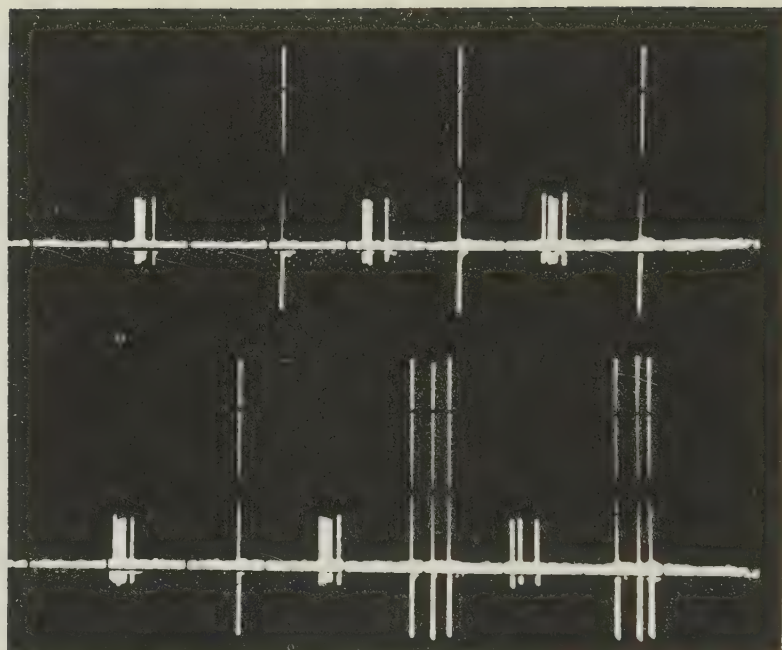


Abb. 3.1.2

Salvenentladungen von zwei spezifischen Mechanoafferenzen des N. infraorbitalis bei periodischer, manueller Stimulation mit einem von-Frey-Testhaar.

Druck- und Relaxationsintervalle der Haut alternierend beantwortet durch Salven kleiner oder großer Aktionspotentiale von "Druck"- bzw. "Zug"-Einheiten (Amplituden ca. 0,2 bzw. 0,8 mV) bei leichter Berührung an einer Placoidschuppe. Druck 1,5 p/mm², Hauttemperatur 12°C.

Registrierung nur Nervenimpulsspur, Zeitbasis 1 sec/Div.

Abb. 3.1.3

Afferente Impulsmuster eines drucksensiblen Mechanoreceptors bei definierter Mikrovibration mit Dreieck- bzw. Sinus-Zeitfunktion.

Synchronisierte Triggerzeitpunkte der Impulssalven bei überschwelliger Hubamplitude des unteren Frequenzbandes in der Druckperiode der Vibrationsreize.

Vibrationshubamplituden 74,µm, Periodendauer 10 sec (bzw. Vibrationsfrequenz 0,1 Hz), Spikeamplituden ca. 1,3 mV.

tionen sowie unter gewissen Einschränkungen auch für die thermischen Eigenschaften der unspezifischen, mechanisch-thermischen Afferenzen gelten. Spontanaktivität fand sich teilweise auch bei dieser Fasergruppe, jedoch nur in einem relativ kleinen Temperatur- und Vordruckbereich.

Die Mehrzahl der mechanosensiblen Rezeptoren konnte durch manuelle Stimulation (Abb. 3.1.2) oder mittels definierter Mikrovibration (Abb. 3.1.3) an der cutanen Placoidschuppe in zwei submodale Klassen untergliedert werden, da sie entweder nur in der Druckphase oder aber nur in dem Zug- bzw. Relaxationsintervall eines periodischen Reizes aktivierbar waren. Bei den unspezifischen Afferenzen wurden "eindeutige", aber auch "biphasische" Einheiten beobachtet, letztere allerdings mit unterschiedlicher Schwellenlage in jeder der beiden Phasen. Trotz dieses Sachverhaltes, der immerhin auch bei den unspezifischen Receptorantwort auf eine bevorzugte Sensibilitätsrichtung schließen ließ, wurde hier eine Druck- oder Zug-Zuordnung nicht vorgenommen.

Abschließend sei noch auf ein weiteres Unterscheidungsmerkmal zwischen den mechanischen und thermischen Spezifitätsgruppen hingewiesen: Bei den meisten Ableitungen von Einzelfasern imponierten die Aktionspotentiale der mechanosensiblen Afferenzen als besonders große, biphasische Spikes mit Amplituden um $1,0 \text{ mV}_{ss}$ (Spitzenwertdifferenz), während vergleichbare thermosensible Afferenzen desselben Hautareales im allgemeinen nur wesentlich kleinere Spikes mit Amplituden um $100 \text{ } \mu\text{V}_{ss}$ führten. Durch Messung der Leitungsgeschwindigkeit der entsprechenden Fasern konnten analoge Unterschiede zwischen beiden Afferenzengruppen festgestellt werden. Demnach kann eine Beteiligung mehrerer Fasertypen

an der afferenten Übertragung der Reizinformation auch in der
Selachierhaut angenommen werden.

3.2 Spezifische Mechanoafferenzen

Spezifische Mechanoafferenzen konnten in den Hautästen des N. infraorbitalis wie auch des N. facialis nachgewiesen werden, bei letzterem allerdings in wesentlich geringerem Umfang. Dabei handelte es sich stets um nicht-spontanaktive Einheiten, die im unteren Frequenzbereich gut reizsynchronisierte, stabile Impulsmuster mit relativ großen Aktionspotentialen führten. Bei extrazellulärer Ableitung der Potentiale wurden Spike-Amplituden bis zu 4 mV_{ss} gemessen, Werte, die in dieser Größe weder bei den unspezifischen noch bei den thermospezifischen Afferenzen anzutreffen waren. Die Adaptation dieser Einheiten erfolgte nach mechanischen Sprungreizen innerhalb einiger Sekunden, unabhängig von der geometrischen Reiz- bzw. Empfindlichkeitskomponente (Druck- oder Zugsensibilität).

Die biophysikalische Spezifität (Hensel, 1961, 1964, 1966) dieser mechanosensiblen Rezeptoren erwies sich als recht hoch, da sie weder auf schnelle, starke Abkühlungen noch auf Erwärmungen des entsprechenden Receptorfeldes mit Entladungen ansprachen. Die Testung mit Mikrovibration zeigte jedoch, daß trotzdem eine gewisse Abhängigkeit ihrer Synchronisationsschwellen von der Adaptationstemperatur bestand: Ausgehend von 6°C wurde bei ansteigender Hauttemperatur und konstanter Mechano-stimulation eine Steigerung der afferenten Aktivität erzielt. Andererseits wurden während einer schnellen Abkühlung der Haut zwar keine (kältesensiblen) Afferenzen getriggert, der plötzliche Kältereiz machte sich jedoch mit einer kurzzeitigen Erniedrigung (!) der mechanischen Reizschwelle bemerkbar. Diese Beobachtungen waren unabhängig vom Innervations- bzw. Receptions-

areal, da analoges Verhalten bei vergleichenden Untersuchungen auch an Afferenzen der dorsolateralen Hautfelder in der Nähe des Seitenlinienkanales gefunden wurde.

Bei der neuralen Abbildung sinusförmiger Reize wurden nachfolgend zwei wesentliche ausgangsseitige Signalparameter des physiologischen Transformations- und Übertragungssystems unterschieden: Die Aktivitätsamplitude und die Aktivitätsphase. Unter Aktivitätsamplitude wurde hier das Ausmaß der neuralen Aktivität verstanden, welches häufig als zeitliche Impulsdichte, Impulsfolgefrequenz oder allgemein sowie bei periodischer Reizzeitfunktion besser als Impulsrate bezeichnet wird. Im letzteren Fall gilt als zeitliches Bezugsintervall die Periodendauer oder Zykluszeit ($T = 1/f$) des eingangsseitigen Vibrationsreizes mit der Frequenz f . Für die Phasenlage der fortgeleiteten Impulsmuster wurde die zeitliche Position des Aktionspotentials in Relation zum Beginn der positiven Halbwelle im Nulldurchgang der Sinusschwingung, der sogenannte "Nullphasenwinkel", gewertet. Wie bei den Vibrissenreceptoren (Nier, 1970, 1972) so zeigten auch die Amplitude und Phase der afferenten Aktivität der M-Einheiten in der Selachierhaut bei sinusförmiger Zeitfunktion des Eingangssignals ein charakteristisches Verhalten in Abhängigkeit von der Reizintensität und Reizfrequenz.

Bei Zunahme oder Konstanz der Mikrovibration an einer Placoidschuppe der perioralen Haut wurden die in den Abb. 3.2.1 und 3.2.2 demonstrierten, typischen Impulsmuster mit strenger Synchronisation von zwei verschiedenen mechanospezifischen Einheiten des N. infraorbitalis abgeleitet. Ihre Aktionspotentiale bzw. Potentialsalven waren entlag der Zeitachse nicht unregel-

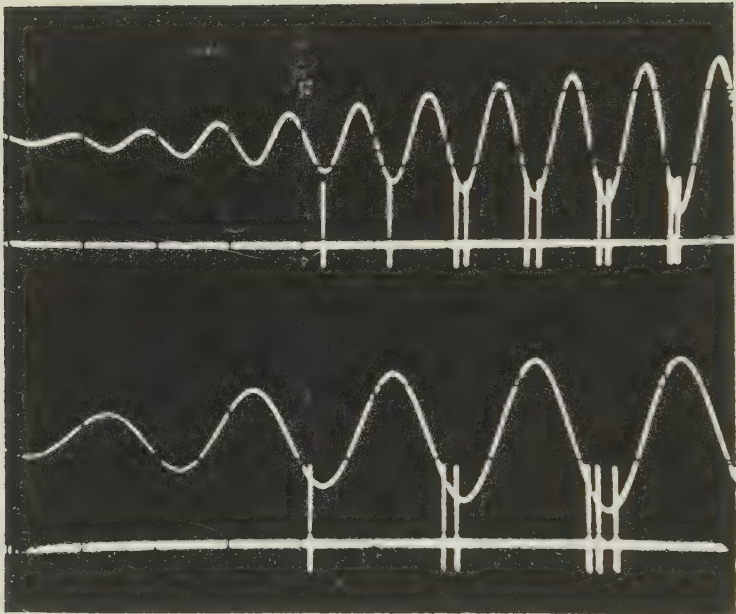


Abb. 3.2.1

Synchronisierte Impulsmuster einer mechanospezifischen Einzel-
faser bei vibratorischer Stimulation der Selachierhaut.

Verschiedene Stadien der Synchronisation der neuralen Antwort
mit dem mechanischen Reiz. Kontinuierlich zunehmende Intensität
der Mikrovibration von 0 auf ca. 200 μ m bei konstanter Frequenz
von 1Hz (oben) und 0,5 Hz (unten).

mäßig oder zufallsverteilt, sondern starr an einen Ausklickzeitpunkt bzw. eine Phase des sinusförmigen Druckwechsels gebunden. Wie die o.g. Abbildungen zeigen, war dieses Synchronisationsphänomen innerhalb eines gewissen Variationsbereiches unabhängig von der Reizintensität und -frequenz sowie von Änderungen dieser Parameter.

Bei langsamer Steigerung der Mikrovibration wurden ab einer bestimmten Schwellenelongation, der Absolutschwelle (v_{01}), die ersten synchronisierten Impulse ausgelöst (Abb. 3.2.1). Auf diesem Niveau blieb das Impulsmuster zwar meist lückenhaft (Abb. 3.2.2a), erreichte aber schließlich, beim Überschreiten der 1:1-Synchronisationsschwelle (v_{10}), die volle Synchronisation zwischen Nervenimpulsen und Reizzyklen. Trotz weiterer Erhöhung der Reizamplitude wurde diese 1:1-Zuordnung zunächst über ein größeres Elongationsintervall gehalten, um dann, nach Verlassen des sogenannten ersten "Synchronisationsplateaus" (Nier, 1970; Nier und Hensel, 1971), zeitweise höhere Impulsraten zuzulassen (Abb. 3.2.2b). Unter weiterer Verstärkung der Reizamplitude wurde das bisher teils 1:1- und teils 2:1-synchronisierte Impulsmuster nach Erreichen der (unteren) Grenze des zweiten Synchronisationsplateaus (v_{21}) nun vollends 2:1-synchronisiert (Abb. 3.2.2b, unterer Ausschnitt). Auch diese "Vollsynchronisation" wurde von den M-Einheiten wieder beibehalten, obwohl die Reizamplitude inzwischen weiter erhöht worden war (vgl. z.B. Abb. 3.2.1, oberer Ausschnitt).

Auf diese Weise konnten bei den mechanospezifischen Einzelfasern in einem größeren, vorlastfreien Hubbereich des unteren Frequenzbandes (von 0 bis 400, um bei ca. 1 bis 10 Hz) in der Regel bis

Abb. 3.2.2a

Synchronisierte Impulsmuster einer mechanospezifischen Einzelfaser nach Adaptation an konstante Mikrovibration mit der Frequenz 10 Hz und unterschiedlicher Intensität.

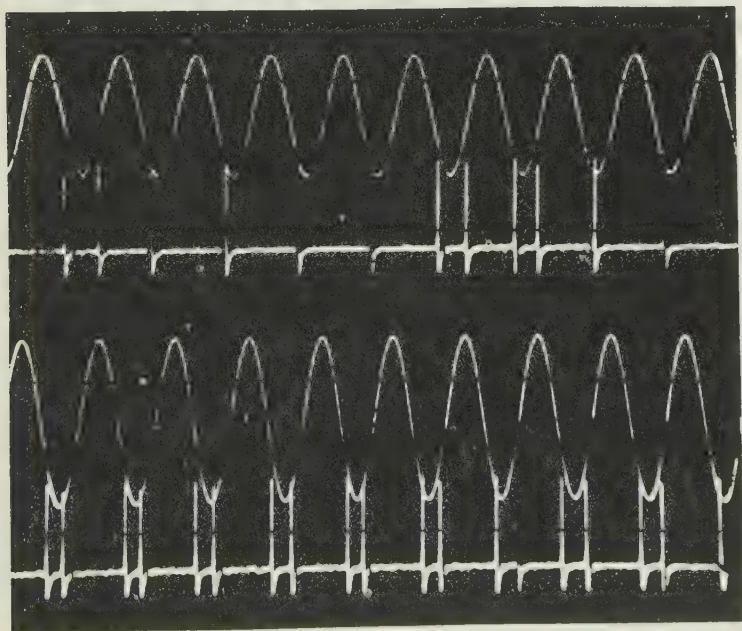
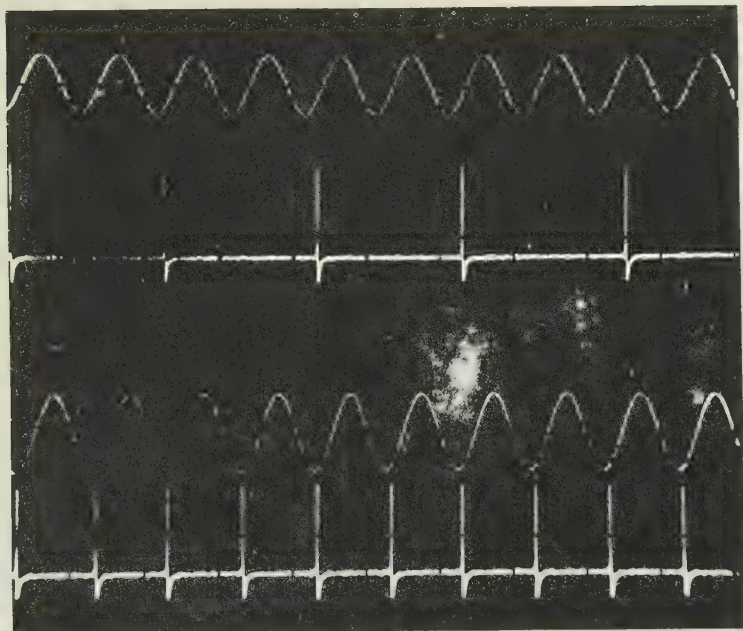
Synchronisierte Entladungen mit den Impulsraten 0,5 und 1 Imp./T bei vorlastfreien Reizelongationen von 70 (oben) bzw. 100,um (unten).

Das 1:1-synchronisierte Impulsmuster ist starr an die Phase des Reizes gebunden, während das obere Muster noch "driftet".

Abb. 3.2.2b

Synchronisierte Impulsmuster derselben Einzelfaser bei stärkerer Mikrovibration (Elongationen 150 bzw. 200,um).

Reiztransformation oberhalb des 1:1-Plateaus (oberer Ausschnitt) sowie bei Erreichen der 2:1-Synchronisationsschwelle (unterer Ausschnitt).



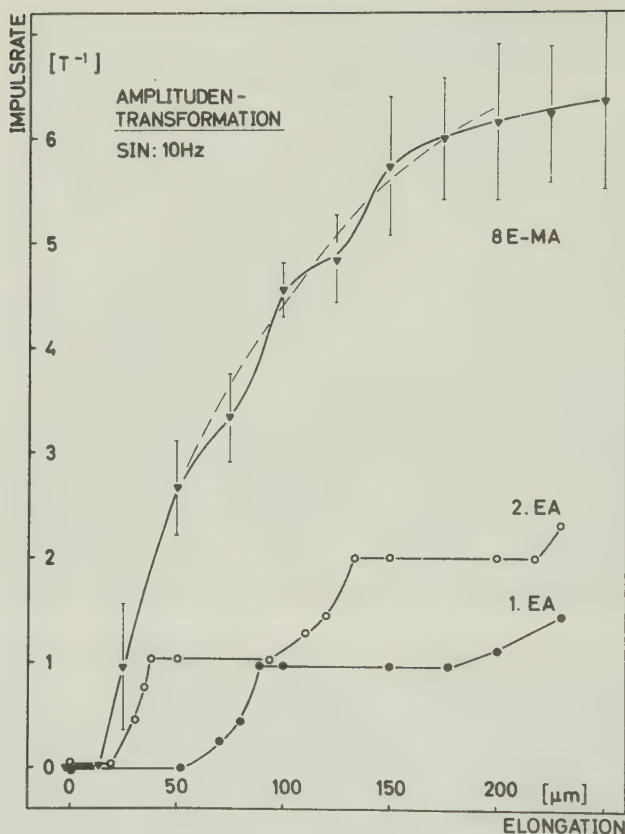


Abb. 3.2.3

Amplituden-Transformationscharakteristik von zwei Einzelafferenzen (1. und 2. EA) sowie integrierte Kennlinie eines Mehrfaserpräparates für sinusförmige Mikrovibration mit 10 Hz (Periodendauer $T = 100$ msec).

Mittelwerte und Standardabweichungen der Aktivitätsamplitude eines 8 Einheiten umfassenden Mehrfaserpräparates (8E-MA). Mittelwerte (von je zwei unabhängigen Messungen) der Einzel-faseraktivität nach Adaptation an den Vibrationsreiz (1. und 2. EA).

zu 6 Plateaubereiche durchfahren werden. Diese Plateaubereiche, Unstetigkeitsstellen der Einzelfaser-Transformationskennlinie (für die Reiz- und Aktivitätsamplitude), fanden sich ebenfalls bei Mikrovibration mit anderen Reizfrequenzen und entsprechenden Schwellenintensitäten. Für alle über einen längeren Zeitraum gemittelten, ganzzahligen Impulsraten wurde stets ein stabiles, starr synchronisiertes Impulsmuster bzw. definiertes Synchronisationsplateau in der zugehörigen Transformationskennlinie erreicht.

Das Diagramm der (Reiz- und Aktivitäts-)Amplitudentransformation (Abb. 3.2.3) für Sinusvibration mit einer festen Frequenz (10 Hz) verdeutlicht die intensitätsabhängige Reaktion der cutanen Mechanorezeptoren. Im unteren Teil der Abbildung sind zwei Kennlinien von typischen Einzelafferenzen (1. und 2. EA) für den Zustand der Adaptation an die Reizung mit verschiedenen konstanten Elongationen eingetragen. Während die 1. Einzelfaser eine relativ hohe Absolutschwelle (ca. 50,um) zeigte und im Meßbereich des Diagramms nur ein Synchronisationsplateau (im Elongationsintervall von etwa 90 bis 170,um) erreichte, besaß die 2. Einzelafferenz mit niedrigerer Absolutschwelle in demselben Hubbereich schon zwei Plateaubezirke. Aus den Einzelfaser-Transformationskennlinien, die für sämtliche mechanospezifischen Einheiten analog verliefen, ergab sich folgende wichtige Konsequenz für die neurale Abbildung der Reizamplitude: Die stufenförmige Charakteristik ermöglichte prinzipiell nur eine unstetige, diskontinuierliche Transformation der Elongation in großen Bereichen der physiologischen Reizintensität.

Für eine größere Gruppe der perioralen M-Afferenzen (oder speku-

Abb. 3.2.4a

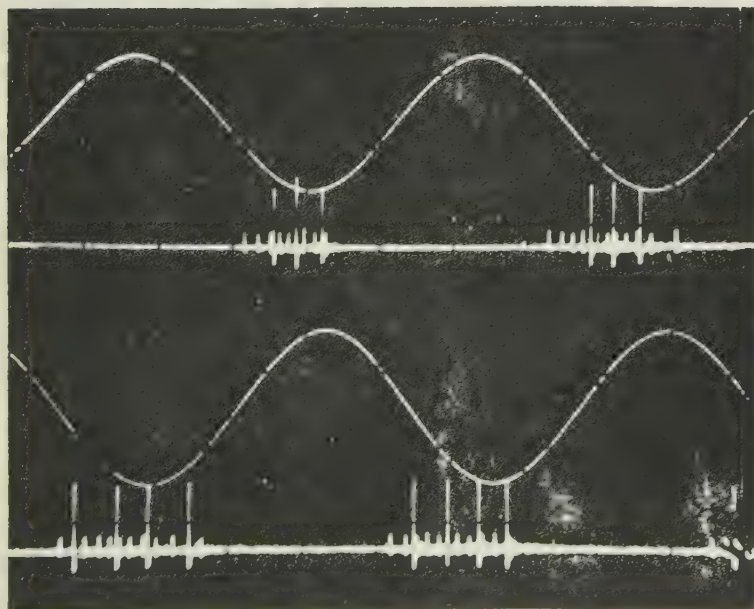
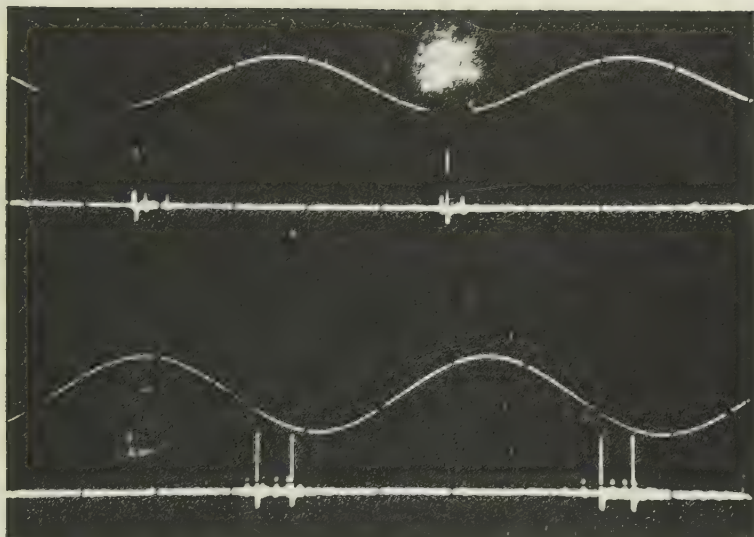
Neurale Impulsmuster eines mechanospezifischen Zweifaserpräparates nach Adaptation an sinusförmige Mikrovibration bei niedriger Frequenz (1 Hz) und unterschiedlicher, konstanter Elongation.

Einstellung der 1. und 2. Synchronisationsschwelle der Einheit mit den großen Aktionspotentialen (Amplitude ca. $0,7 \text{ mV}_{\text{ss}}$).

Abb. 3.2.4b

Neurale Impulsmuster desselben Präparates nach Erreichen der 3. und 4. Synchronisationsschwelle.

Endwert der Elongation (unterer Ausschnitt) $230 \mu\text{m}$.



lativ für diesen "Kanal" der mechanosensiblen, afferenten Informationsübertragung) wurde dagegen schon durch Überlagerung der Kennlinien einiger Fasern eine praktisch stetige Charakteristik erzeugt, die eine über mehrere Receptorareale integrierte, kontinuierliche Reizerfassung und -umformung in analoge, fortgeleitete Impulsmuster erlaubte. Wie das "integrierte Transformationsdiagramm" von 8 Mechanoafferenzen (δE -MA) andeutungsweise zeigt, konnte die Mittelwertkurve der Aktivität der beteiligten Einheiten in einiger Annäherung durch eine nichtlineare, aber stetige Kennlinie (hypothetische Kennlinie gestrichelt) approximiert werden. Eine Charakteristik dieser Art erlaubte schließlich wieder eine eindeutige Amplitudenzuordnung bei der Reiztransformation innerhalb eines gewissen, biologisch relevanten Intensitätsbereiches (nach Nier, 1976). Die Abb. 3.2.4 demonstriert die Impulsmuster eines Zweifaser-Nervenpräparates nach Adaptation an konstante Mikrovibration niedriger Frequenz. Beide Einheiten wiesen sehr unterschiedliche mechanische Schwellen auf, so daß es bereits in dieser Zweier-Konstellation zu einer "Verwischung" der plateaubedingten Knickstellen ihrer gemeinsamen Transformationscharakteristik kommen konnte. Die Elongationswerte der Vibration wurden zur Ausmessung der ersten vier Synchronisationsschwellen der Afferenz mit den größeren Aktionspotentialen eingestellt. Dabei zeigte sich, daß die andere Faser sich stets gerade in Zwischenplateaubereichen mit hoher, aber wechselnder Impulsrate befand, was als Grund für die Verwischung der genannten Unstetigkeitsstellen angesehen werden kann.

Nach Darlegung der Ergebnisse über das Prinzip der vorlastfreien Reiztransformation wurde die Zuordnung der reizseitigen und neu-

ralen Signalparameter in Form einer Tabelle (Tab. 3.2.A) zusammengestellt. Danach kamen für die neurale Codierung der Vibrationsamplitude die Impulsrate (Impulse/Reizperiode) sowie die Zahl der aktivierten Einheiten, bei der Verschlüsselung der

Tab. 3.2.A

VORLASTFREIE REIZTRANSFORMATION:

Reizparameter:	Vibrationsamplitude	Vibrationsfrequenz
neurale Codierung:	Impulsrate (Impulse/ Reizperiode)	Impuls- bzw. Salvenfolgefrequenz
	Gesamtheit der aktivierten Einheiten	

Vibrationsfrequenz die Impuls- bzw. Salvenfolgefrequenz (Impulse oder Salven/sec) in Betracht (Nier und Hensel, 1975; Nier, 1976). Das beschriebene Transformationsverhalten wurde sowohl bei druck- als auch bei zugsensiblen Einheiten gleichermaßen vorgefunden. Darüber hinaus gelten diese Prinzipien auch hinsichtlich der Vibrationssensibilität für die unspezifischen, mechano- und thermosensiblen Fasern der untersuchten Hautregion.

In der Abb. 3.2.5 sind die reizsynchronisierten Impulsmuster einer Druckeinheit (oberer Ausschnitt) sowie einer einzelnen zugsensiblen Afferenz des N. infraorbitalis (unterer Ausschnitt) einander gegenübergestellt. Es fällt auf, daß beide Rezeptoren eine sehr unterschiedliche Absolutschwelle und ihre Impulsmuster eine Phasenverschiebung von rund 180° bzw. eine Halbwelle besaßen. Bei einer späteren (z.B. zentralen) Decodierung oder bei der Interpretation eines solchen Einzelfaser-Impulsmusters war

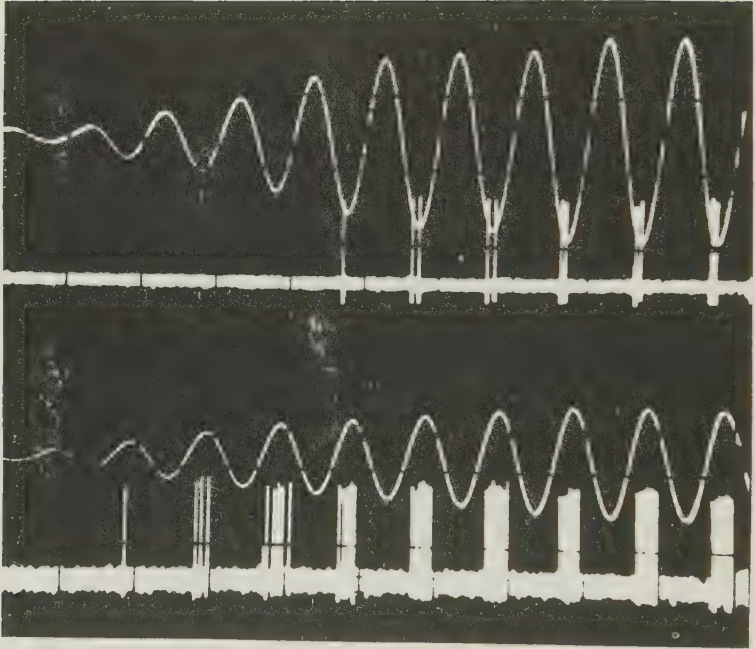


Abb. 3.2.5

Synchronisiertes Impulsmuster einer "Druckeinheit" (oben) sowie einer zugsensiblen Afferenz (unten) bei ansteigender Reizintensität.

Druck- und Zugfaser mit Einzel- und Salvenentladungen unterschiedlicher Phase. Vibrationsfrequenz 1 Hz, Maßstab der Vibrationsamplitude $40\text{ }\mu\text{m}/\text{Div.}$

das Merkmal des Triggerzeitpunktes oder der Phasenlage der Salven gegenüber dem Reiz (ohne Kenntnis des peripheren Reiz-Zeitverlaufes) nicht mehr erkennbar. Nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung von mindestens je einer Druck- und einer Zugafferenz wurde die "Phasenblindheit des Kanales" teilweise überwunden und der Unterschied im Triggerzeitpunkt deutlich. Bestimmte M-Afferenzen wurden durch gemeinsame Vibrationsreize daher immer zu einem Zeitpunkt $t_0 + nT$ (für $n = 0, 1, 2, 3$ u.s.f.; z.B. Druckeinheiten), andere stets bei $t_0 + (n + 1/2) T$ (z.B. Zugeinheiten) aktiviert, feuerten also "auf Lücke".

Die gemeinsame, aber gegensinnige Transformationscharakteristik von Reiz- und Aktivitätsamplitude der beiden mechanospezifischen, submodalen Afferenzenklassen, DA und ZA, wurde in Abb. 3.2.6 punktsymmetrisch zu einem Gesamtdiagramm vereinigt. Es zeigt die Durchschnittswerte und Standardabweichungen der neuronalen Aktivität von 37 Druck- und 13 Zug-Einzelfasern für verschiedene Elongationen der Mikro vibration (gemittelt für diskrete Frequenzen von 0,05 bis 500 Hz). Die ausgefüllten Kreise markieren das überschwellige Hubintervall der positiven bzw. negativen Sinushalb-welle. Im unteren und mittleren Intensitätsbereich (bis $\pm 100 \mu m$) wurde der Versuch einer linearen Approximation der Kurve (gestrichelte Kennlinie) unternommen. Die mechanospezifischen Afferenzen in ihrer Gesamtheit können in diesem Amplituden- und Frequenzintervall demnach als quasi-lineares Reiztransformationssystem betrachtet werden, eine für die regeltheoretische Deutung der Versuchsergebnisse wesentliche Feststellung. Die neurale Aktivität aller Druck- und Zugafferenzen erreichte bei höheren Reizintensitäten schließlich ein Gebiet der Sättigung, was in dem

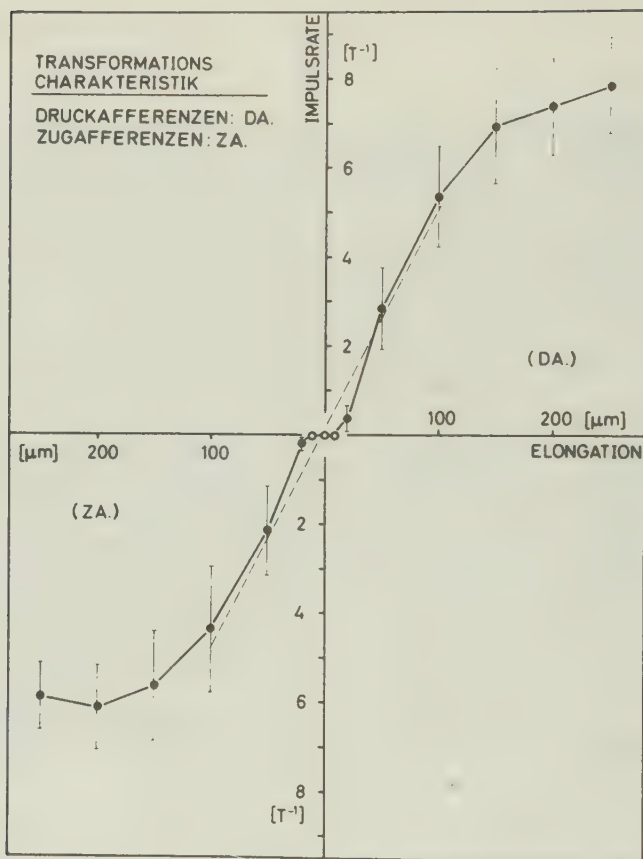


Abb. 3.2.6

Gemeinsame Transformationscharakteristik von 37 Druck- und 13 Zug-Einzelfasern des N. infraorbitalis und N. facialis für sinusförmige Mikrovibration der Selachierhaut.

Durchschnittswerte und Standardabweichungen der neuralen Aktivität für verschiedene konstante Zug- und Druckelongationen gemittelt für diskrete Frequenzen im Bereich von 0,05 bis 500 Hz (Faktoren 1, 2, 5, 8). Approximierte, reizstärkeproportionale Transformationskennlinie beider mechanospezifischen Afferenzgruppen gestrichelt im Elongationsintervall von $\pm 100 \mu m$.

stärker geneigten Kurvenverlauf der betreffenden Elongationsbereiche zum Ausdruck kommt.

Durch Variation der Vibrationsamplitude und -frequenz konnten die Amplituden- und Phasenfrequenzgänze der Reiztransformation von insgesamt 62 mechanospezifischen Einheiten aufgenommen werden. Zu Vergleichszwecken wurde versucht, die Frequenzgänze von 16 unspezifischen (MT-)Rezeptoren wenigstens teilweise zu registrieren. Deren Synchronisationsschwellen waren jedoch so starken (thermischen und temporären) Schwankungen unterworfen, daß sie im Rahmen dieser Arbeit nicht weiter verwendet werden sollen.

Als reziproke Meßgrößen des Amplitudenfrequenzganges wurden insbesondere die Frequenzverläufe der Synchronisationsschwellen nach Adaptation der mechanospezifischen Einheiten an den Vibrationsreiz gemessen. Die Abb. 3.2.7 stellt als Beispiel das Frequenzdiagramm einer solchen Meßserie von einer Einzelafferenz vor für die Absolutschwelle (v_{01}), für die untere und obere 1:1-Synchronisationsschwelle (untere und obere Plateaubegrenzung, v_{10} / v_{12}) sowie für die (untere) 2:1-Synchronisationsschwelle (v_{21}). Mit Rücksicht auf eine gewisse, auch bei den mechanospezifischen Afferenzen wirksame Hysteresis der Reiztransformation wurden je 6 unabhängige Aufzeichnungen von Reiz und Reizantwort für jeden Meßpunkt der Kurven ausgewertet. Die verschiedenen, zum Teil recht umfangreichen Plateaubezirke sind durch Schraffur hervorgehoben. Der typische Frequenzverlauf der Schwellen weist ein Optimum der Synchronisierbarkeit der afferenten Impulsmuster im unteren bis mittleren Frequenzband (hier zwischen 5 und 10 Hz) auf, welches je nach der Reizintensität ebenfalls Frequenzschwankungen unterworfen ist. Während alle Kurven zunächst im unteren

Abb. 3.2.7

Amplitudenfrequenzgang der Reiztransformation mit verschiedenen Synchronisationsschwellen einer drucksensiblen Einzelafferenz (Serien-Nr. EA 16) des N. infraorbitalis.

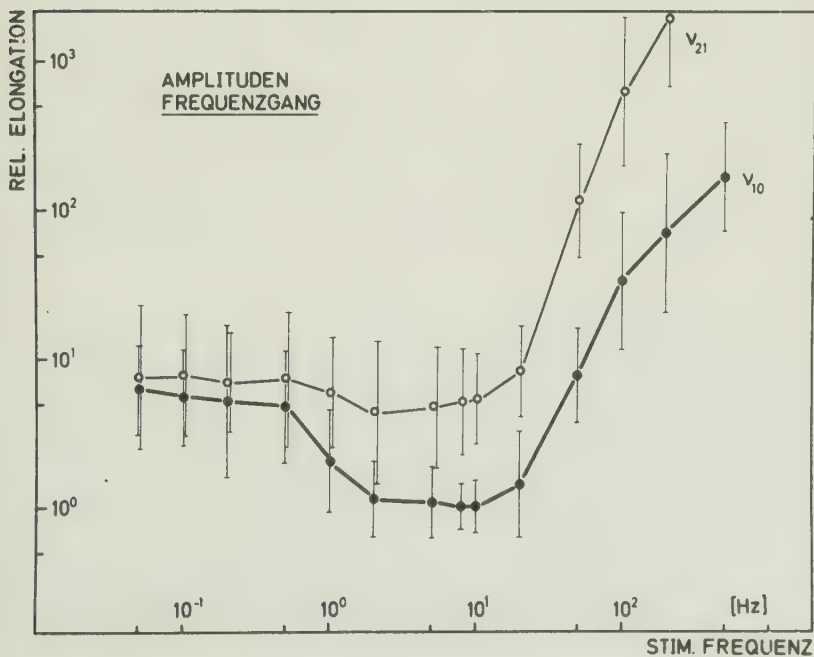
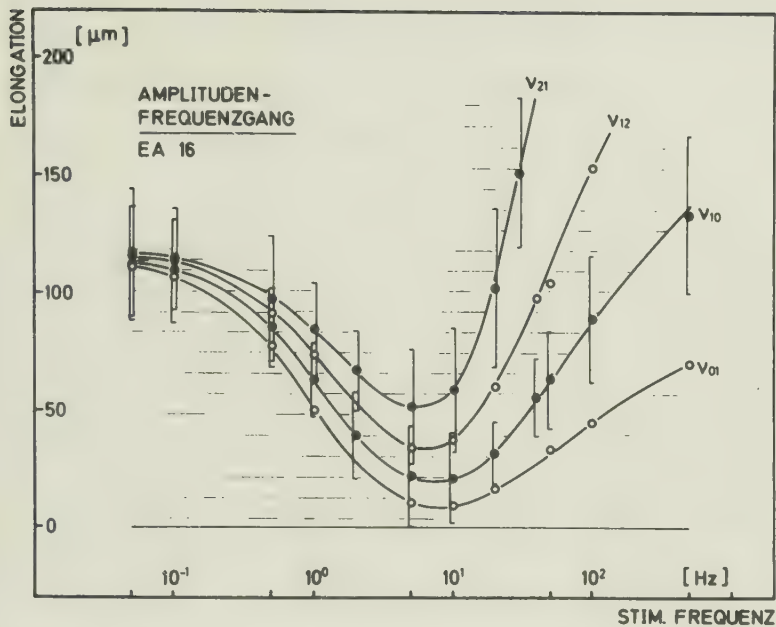
Messungen der ersten vier Schwellenkurven nach Adaptation der Einheit an den Vibrationsreiz: Absolutschwelle (v_{01}), untere und obere 1:1-Synchronisationsschwelle (v_{10} bzw. v_{12}), untere 2:1-Synchronisationsschwelle (v_{21}). Mittelwerte von je 6 unabhängigen Registrierungen einer Reizkonstellation, Standardabweichungen angegeben für die v_{10} - und v_{21} -Kurven. Plateaubezirke (ohne bzw. mit voller Synchronisation) schraffiert.

Abb. 3.2.8

Gesamtdiagramm des Amplitudenfrequenzgangs von 50 druck- und zugsensiblen Mechanoafferenzen für vorlastfreie Mikrovibration.

Mittelwerte und Standardabweichungen der 1. und 2. Synchronisationsschwelle (v_{10} bzw. v_{21}).

Elongationswerte bezogen auf das absolute Schwellenminimum $S_{\min} = (17,8 \pm 0,6)$ μm von insgesamt 78 mechanosensiblen Einheiten der perioralen Haut.



Frequenzbereich mit der Vibrationsfrequenz abfallen, zeigen sie nach Durchlaufen des Minimums einen relativ steilen Anstieg. Bei vielen M-Afferenzen wurde oberhalb von 50 Hz im vorgegebenen Bereich der Reizintensität kaum mehr als die untere 1:1-Synchronisationsschwelle erreicht.

Nach Auswertung der Schwellenkurven von 50 druck- und zugsensiblen Mechanoafferenzen (37 DA und 13 ZA) für vorlastfreie Mikrovibration konnte für die 1. und 2. Synchronisationsschwelle (v_{10} und v_{21}) das Gesamtdiagramm des Amplitudenfrequenzgangs erstellt werden (Abb. 3.2.8). Auch hier ist für beide Schwellen ein ausgeprägter Optimalbereich der Synchronisation von rund 1 bis 20 Hz zu erkennen. Der steile Schwellenverlauf bei hohen Reizfrequenzen, der bereits im Diagramm der Einzelafferenz auffiel, ist ebenfalls typisch für die gesamte Population. Im Übrigen erfolgte die Begrenzung der Impulsrate und Vollsynchronisation der afferenten Muster nicht durch die Reiztransformation des Receptors, sondern primär durch die (temperaturabhängige) obere Grenzfrequenz der neuralen Übertragung. Deshalb wurden für Schwellenmessungen, soweit nicht anders angegeben, die günstigsten Temperaturbereiche zwischen 18 und 24°C zugrunde gelegt.

Neben den thermischen Randbedingungen spielte die statische "Vorlast" der Haut in Form einer der Vibration überlagerten, gleichbleibenden Vor-Elongation (bis zu ca. 340 μ m) in Druck- oder Zugrichtung eine ausschlaggebende Rolle für die Reiztransformation. Wie die Abb. 3.2.9 zeigt, konnten allein unter Veränderung dieses Vordruckes an einer Placoidschuppe des Receptorareals die Impulsraten verschiedener Synchronisationsplateaus

bei unveränderter Mikrovibration erreicht werden. Nachdem, wie im oberen Ausschnitt der Abb. 3.2.9a dargestellt, die vorlastfreie Ausgangslage einer 1:1-Synchronisation von Vibrationsreiz und Impulsmuster erzielt worden war, ergab die Superposition und Steigerung der Druckvorlast um konstante Beträge von $+40\mu\text{m}$ bei der drucksensiblen Afferenz entsprechende, leicht überproportionale Zunahmen der Impulsrate. Dieses Impulsmuster konnte über einige Minuten von der Faser gehalten werden. Anschließende Verminderung der Vorlast zeigte, daß die Wirkungen dieser Aussteuerung nicht ganz reversibel waren: Die vorlastfreie 1. Synchronisationsschwelle blieb bei nachfolgender, wiederholter Vermessung leicht erhöht (um rund 17 %). Überlagerungen negativen Druckes (Elongationen in Zugrichtung) führten schließlich zu weiteren Anhebungen der Synchronisationsschwellen.

Quantitative Erhebungen über die Vorlastwirkung von 37 Druckafferenzen ergaben die in der Abb. 3.2.10 dargestellten Aktivitätskurven in Abhängigkeit von zwei konstanten Vor-Elongationen in Druckrichtung. Im Vergleich zur vorlastfreien Transformation der Reizamplitude (s_0 -Kennlinie) stiegen die mittleren Impulsraten unter zusätzlichem Gleichdruck (s_1 - und s_2 -Kennlinien) deutlich schneller an und erreichten schon bei niedrigeren Vibrationsauslenkungen ein Maximal- oder Sättigungsniveau der afferenten Aktivität. Dieses Niveau ließ sich durch Erhöhung der Vibrationsintensität kaum mehr steigern, war aber stark abhängig von der Vibrationsfrequenz. Überdies änderte sich seine Lage mit der Adaptationstemperatur, da für Hauttemperaturen von 12°C eine um etwa $1/3$ geringere Maximalaktivität unter sonst gleichen Bedingungen gemessen wurde als im vorliegenden Fall bei 24°C . Wie aus diesem Vorlast-Diagramm ersichtlich ist,

Abb. 3.2.9a

Afferente Impulsmuster einer drucksensiblen M-Einzelfaser des N. infraorbitalis bei konstanter Mikrovibration (Elongation 80, μ m; Frequenz 0,5 Hz) und unterschiedlichen Pegeln überlagerter Druckvorlast.

Oberer Ausschnitt: Einstellung der 1:1-Synchronisationsschwelle ohne Druckvorlast (Ausgangslage nach Adaptation an den konstanten Vibrationsreiz).

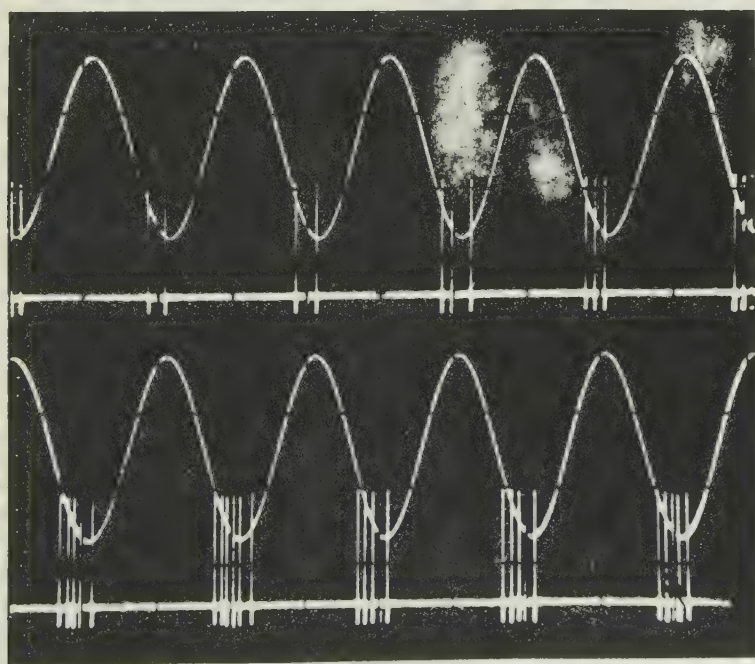
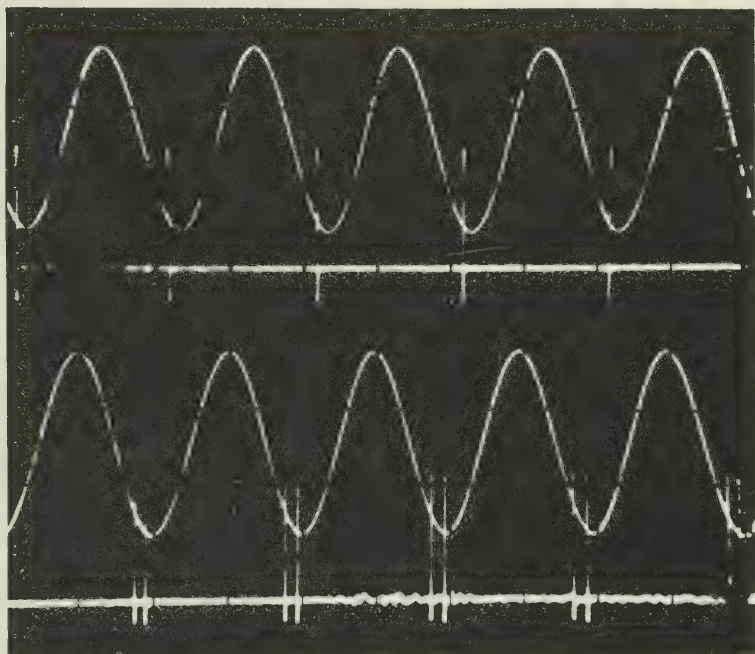
Unterer Ausschnitt: Zusätzliche statische Vorlast-Elongation von 40, μ m in Druckrichtung mit neuraler Antwort im 2. Synchronisationsplateau.

Abb. 3.2.9b

Impulsmuster derselben Einheit als Antwort auf weitere Steigerungen der überlagerten Druckvorlast.

Oberer Ausschnitt: Mikrovibration mit Vorlast-Elongation von 80, μ m und afferenter Reaktion nahe der (unteren 3. Synchronisationsschwelle.

Unterer Ausschnitt: Mikrovibration mit Vorlast-Elongation von 120, μ m und neuraler Antwort oberhalb des 5. Synchronisationsplateaus.



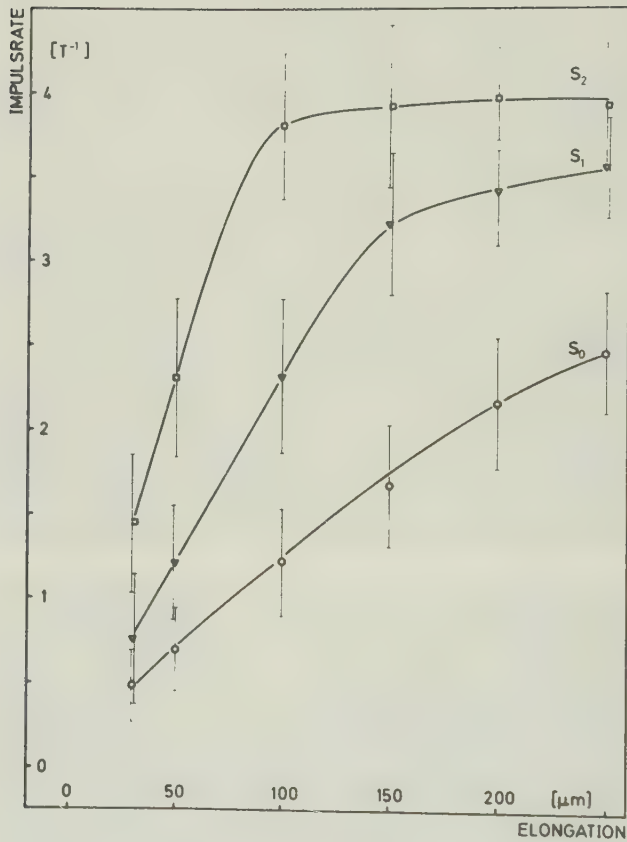


Abb. 3.2.10

Amplituden-Transformationscharakteristik von 37 Druckafferenzen für sinusförmige Mikrovibration mit zwei konstanten Vorlasten (s_1 und s_2) sowie für vorlastfreie Synchronisation (s_0).

Mittelwerte und Standardabweichungen der afferenten Impulsrate bei verschiedenen Vibrationsstärken (Elongation) und überlagerten Druck-Vorlasten ($s_1 = 150 \mu\text{m}$, $s_2 = 300 \mu\text{m}$). Stimulationsfrequenz 20 Hz.

führte die Überlagerung der Mikrovibration mit konstantem Gleichdruck zu einer beachtlichen Steigerung der statischen Komponente der Vibrations-Unterschiedsempfindlichkeit - jedenfalls in der Zone der unteren Vibrationsintensitäten bzw. in den Anstiegsphasen der beiden Druck-Kennlinien s_1 und s_2 . Obwohl die Absolutschwelle der 37 drucksensiblen Fasern (v_{01} für 20 Hz und 24°C) nicht bei sämtlichen Einheiten registriert wurde, kann jedoch angegeben werden, daß auch diese (wie die übrigen Schwellen der Vollsynchronisation) unter Einwirkung positiver Vorlast in allen Stichproben signifikant abgesenkt war.

Die Einflüsse der Vorlast auf den Frequenzverlauf der Schwellen kann man aus dem Frequenzdiagramm der 1. Synchronisationsschwelle einer typischen M-Einzelfaser (Abb. 3.2.11) ersehen. Gegenüber einer Vergleichskurve unter vorlastfreien Bedingungen, $v_{10}(s_0)$, wurde dasselbe Synchronisationsverhältnis bei verschiedenen reizüberlagerten Druckbelastungen eingestellt: $v_{10}(s_1, s_s, s_3)$. Neben der bereits erörterten, nach Vibrationsintensität und -frequenz unterschiedlichen Verminderung der Schwellenelongationen wurde eine druckabhängige Drift des optimalen Frequenzbandes der Reiztransformation und -übertragung in Richtung auf höhere Reizfrequenzen gemessen. Diese Zunahme der Empfindlichkeit für hochfrequente, mechanische Stimulation der Haut war jedoch nicht nur auf die 1. Synchronisationsschwelle beschränkt, sie betraf in ähnlicher Weise auch alle anderen, höheren Schwellen. Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß die Zunahme des statischen Hautdruckes sich sowohl in einer Verstärkung der afferenten Antwort bzw. in einer entsprechenden Absenkung der vibratorischen Schwellen als auch in einer Drift der Optimalfrequenz (Frequenzsegment der Schwellenminima) äußerte, welche überdies mit einer

Abb. 3.2.11

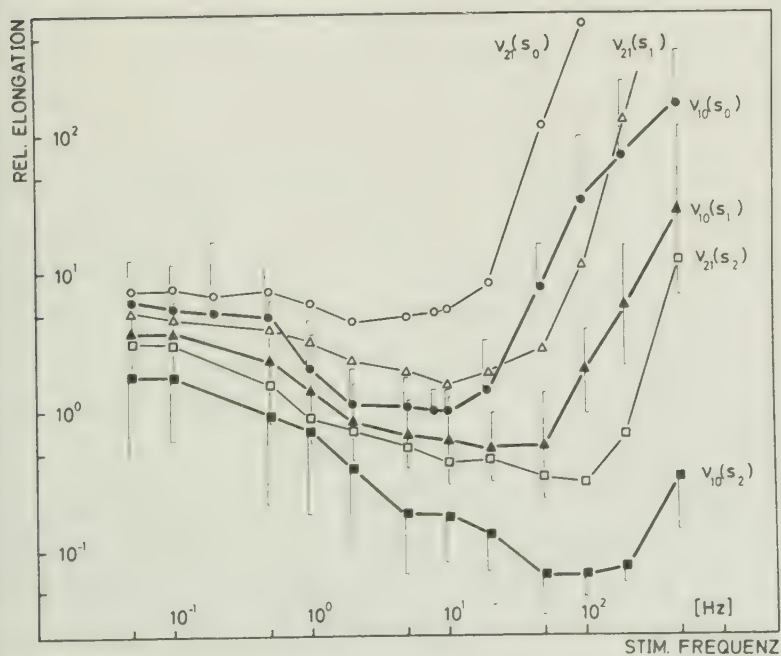
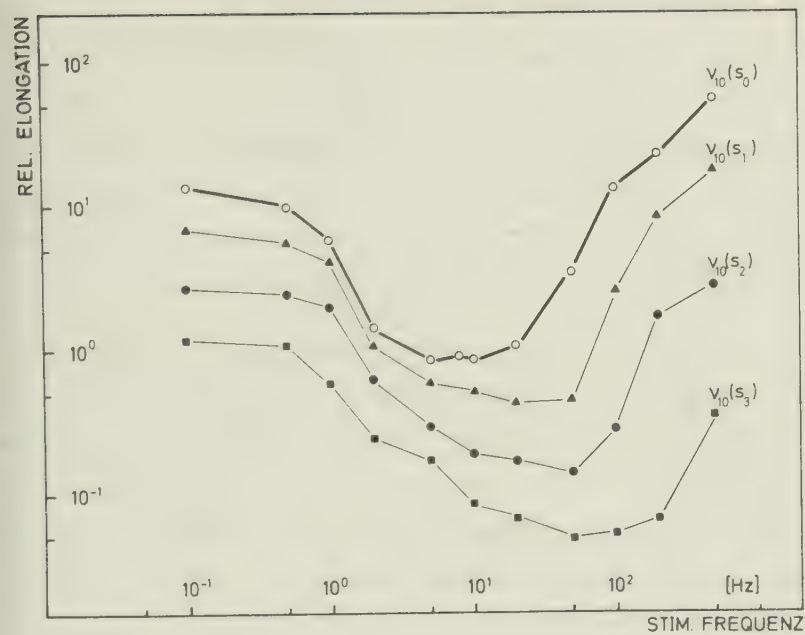
Frequenzdiagramm der 1. Synchronisationsschwelle einer druck-sensiblen M-Einzelfaser bei Vibrationsreizen ohne (s_0) und mit unterschiedlichen statischen Druck-Vorlasten (s_1 , s_2 , s_3) der Haut.

Angabe der Durchschnittswerte gemittelt aus 6 unabhängigen Messungen mit zwischenzeitlicher Relaxationsphase. Vorlast-Elongationen: $s_0 = 0$, $s_1 = 150/\mu\text{m}$, $s_2 = 300/\mu\text{m}$, $s_3 = 450/\mu\text{m}$. Bezugspunkt der Relativwerte ist das vordruckfreie, absolute Schwellenminimum der mechanosensiblen Einheiten.

Abb. 3.2.12

Gesamtdiagramm der Amplitudenfrequenzgänge von 50 mechanospezifischen Hautafferenzen für vorlastfreie und vorlastbehaftete Transformation der Mikrovibration.

Durchschnittswerte und Standardabweichungen von entsprechenden Schwellenelongationen aller Testpräparate für die 1. Synchronisationsschwelle und verschiedene Vorlastpegel ($s_0 = 0$, $s_1 = 150/\mu\text{m}$, $s_2 = 300/\mu\text{m}$) bezogen auf das absolute Schwellenminimum der mechanosensiblen Einheiten. Für die 2. Synchronisationsschwelle nur Angabe der Mittelwerte.



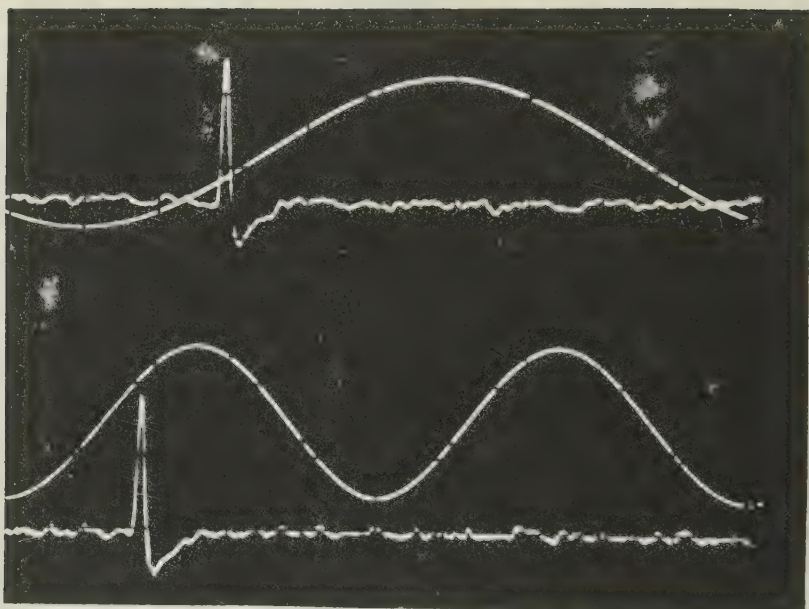
relativen Verbreiterung des Übertragungsfrequenzbandes (durch Erhöhung insbesondere der oberen Grenzfrequenz bei positiver Vorlast) einherging. Die Abb. 3.2.12 gibt eine abschließende Übersicht über dieses vorlastbedingte Verhalten und demonstriert die Schwellenverläufe von 50 druck- und zugsensiblen M-Afferenzen. Sie belegt damit die oben behandelten Merkmale für die Gesamtpopulation der mechanospezifischen Hautafferenzen.

Überschwellige Mikrovibration führte bei cutanen Mechanorezeptoren entsprechend der Reizintensität - und frequenz nicht nur zu einer bestimmten "Ausgangsamplitude" oder Impulsrate, sondern ergab im eingeschwungenen Zustand zusätzlich eine definierte Phasenlage der einzelnen Impulse bzw. der Impulssalve in Relation zum Schwingungszyklus. Unter Berücksichtigung gewisser Einschränkungen infolge der Nichtlinearität des receptoralen und neuralen Übertragungskanales konnte in Analogie zum Amplituden-Frequenzgang daher auch ein Phasen-Frequenzgang der afferenten Impulsmuster gemessen werden.

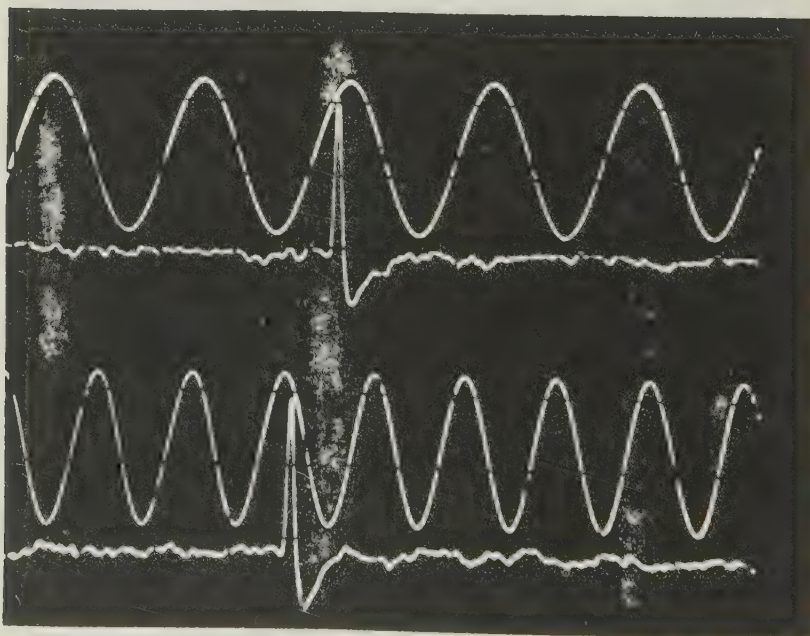
Unter Vorrabe eines Vibrationsreizes überschwelliger, konstanter Elongation wurden von insgesamt 37 druck- und 13 zugsensiblen Testeinheiten die Phasenwinkel für diskrete Reizfrequenzen des biologisch relevanten Frequenzbandes registriert. Ausschnitte mit den Afferenzen eines Druckrezeptors zeigt dazu die Abb. 3.2.13. Im Prinzip bestand eine Abhängigkeit des Phasenwinkels von der Reizfrequenz dergestalt, daß mit ansteigender Frequenz eine zunehmende Verschiebung der Aktionspotentiale zu "späteren" Phasen des Schwingungszyklus hin erfolgte. Soll die Phasenlage des Nervenimpulses oder des führenden Salvenimpulses bei Nacheilung der neuralen Antwort gegenüber dem sinusförmigen Eingangssignal

positiv, bei Voreilung negativ bewertet werden, so liefen die Nervenimpulse (nach Beendigung des Einschwingungsvorgangs) im untersten Frequenzbereich der Reizwelle mit negativer Phase um circa eine Viertelperiode voraus. Das heißt, die Impulsmuster einer Druckeinheit wurden stets synchron zur Druckphase (Schwingsungsphase mit Auslenkung nach unten), während, kurz vor oder unmittelbar nach dem Druckmaximum ausgeklinkt (vgl. z.B. Abb. 3.2.1).

Im unteren und mittleren Frequenzband durchwanderte der Impuls zunächst kontinuierlich das Zyklusintervall der Nullphase bzw. der maximalen negativen (hautabgewandten) Druckänderung (z.B. für Reizfrequenzen von 10 und 20 Hz: Abb. 3.2.13a). Schließlich erreichte er dann mit positiver Phase das Schwingungsmaximum (bei der abgebildeten Einheit für Frequenzen zwischen 50 und 80 Hz: Abb. 3.2.13b), das der höchsten Zugspannung gleichkommt. Bei fortlaufender Steigerung der Reizfrequenz auf Werte über 100 Hz erreichten die druckabhängigen Nervenimpulse dann die um rund eine Dreiviertelschwingung verzögerte Phase der maximalen, positiven Druckänderung und schließlich wiederum das Druckmaximum (z.B. für Reizfrequenzen von 100 und 200 Hz: Abb. 3.2.13c). Wie bei den mit verschiedenen Sinus-Zeitfunktionen stimulierten Vibrissen (Nier, 1970, 1972) erschien der Nervenimpuls, der innerhalb einer bestimmten Reizperiode n durch cutane Mikrovibration getriggert wurde, erst während der nächstfolgenden Periode $n + 1$. Eine weitere gleichmäßige Erhöhung der Frequenz des focalen Eingangssignals an der Hautschuppe hatte durchweg eine immer stärkere, rapide Phasenverzögerung des Impulsmusters gegenüber der Ausklinkperiode zur Folge. Bei extrem schneller Mikrovibration mit Frequenzen zwischen 800 und 1000 Hz war das in diesen



(a)



(b)

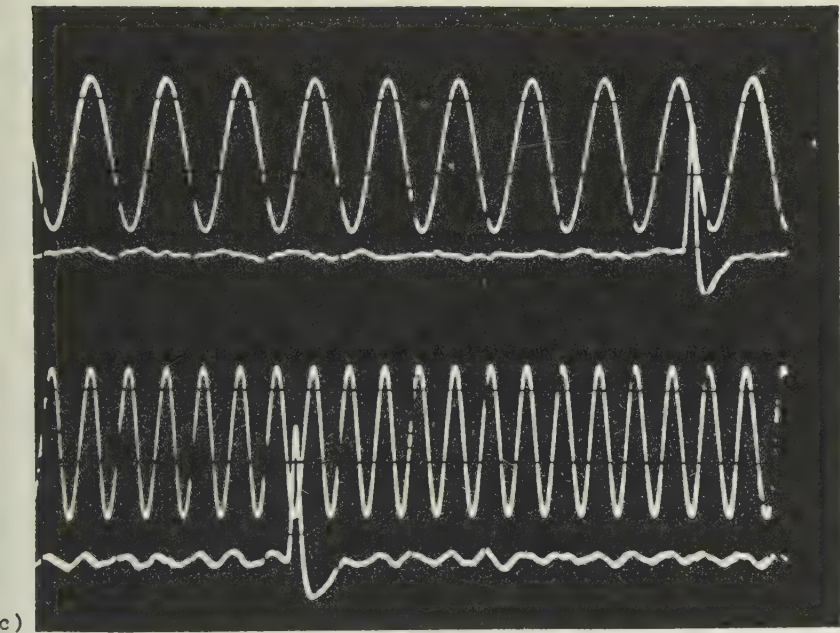


Abb. 3.2.13a-c

Afferente Nervenimpulse eines Druckreceptors bei punktueller Mikrovibration der Haut.

Mit ansteigender Reizfrequenz zunehmende Verschiebung der Aktionspotentiale zu "späteren" Phasen des Schwingungszyklus.

Reizamplitude konstant (80, μm); Druckrichtung: Ausschlag über Nulldurchgang nach unten; Reizfrequenz variabel: von oben nach unten (a) 10 und 20 Hz, (b) 50 und 80 Hz, (c) 100 und 200 Hz.

Fällen nur noch stark untersetzt erscheinende, neurale Impulsmuster bereits um mehr als 23 Reizperioden verzögert, wobei nur die Impulsdauer selbst in der Größenordnung der Zykluszeit lag (Abb. 3.2.14). Zur Auslösung der Aktionspotentiale mußten zudem relativ hohe Absolutschwollenwerte, z.T. bis zu 1 mm Vibrationshub, überschritten werden.

Um eine eindeutige Zuordnung zwischen Reizzyklus und neuraler Antwort bei Dauerstimulation zu ermöglichen, wurden alle Meßdaten über den Phasenfrequenzgang der adaptierten Einheit mit Phasenwerten verglichen, die durch Anregung derselben Einheit mit Einzel-Sinoidalreizen und Sinus-Sprungfunktionen (momentanes Einschalten und längeres Andauern eines überschwelligen Reizes konstanter Intensität, aber sinusförmiger Zeitfunktion) erzielt worden waren. Außerdem konnte diese Zuordnung dadurch beurteilt werden, daß der Reiz bei konstanter Elongation kontinuierlichen, jedoch hinreichend langsamen Veränderungen der Frequenz aus dem Bereich der niedrigsten bis zu den hohen Frequenzen unterworfen wurde. Damit war das "Abwandern" der Impulsmuster bei zunehmender Reizfrequenz zu späteren sowie bei abnehmender Frequenz zu früheren Phasen evident (Methoden nach Nier, 1970).

Die Phasenfrequenzgänge der 1. und 2. Synchronisationsschwelle (v_{10} und v_{21}) von 37 mechanospezifischen Hautafferenzen (Druckeinheiten) wurden für vorlastfreie Mikrovibration in einem Diagramm (Abb. 3.2.15) zusammengefaßt, aus dem bei steigender Reizfrequenz der beschriebene Trend der Impulsmuster zu immer stärkeren Phasenverzögerungen hervorgeht. Im unteren Frequenzbereich fand prinzipiell eine Phasenvoreilung statt. Im Bereich um 10 Hz erreichten die Einzelimpulse oder Salven beider Synchronisa-

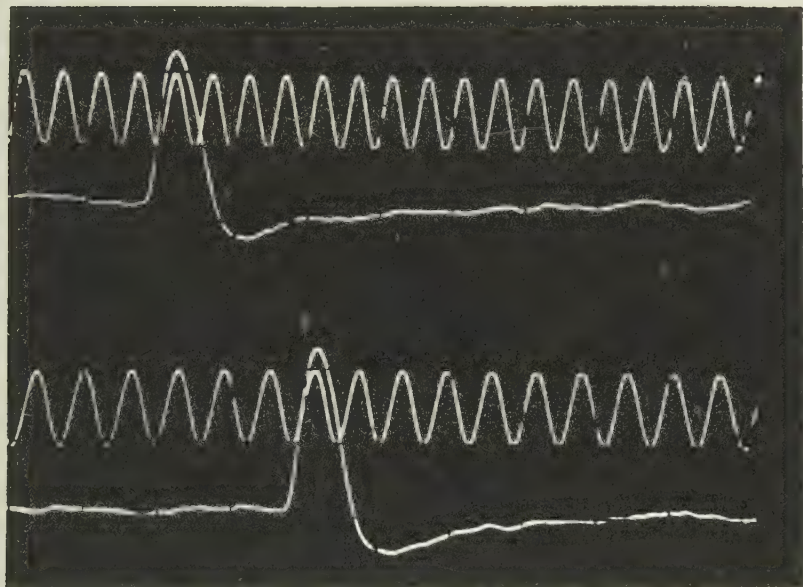


Abb. 3.2.14

Afferente Nervenimpulse einer drucksensiblen Einzelfaser des N. infraorbitalis bei hochfrequenter Mikrovibration.

Phasenlage der Impulse gegenüber der auslösenden Reizperiode um mehr als 23 Schwingungen verzögert.

Reizamplitude der Sinusschwinung $340\text{ }\mu\text{m}$; Reizfrequenz 1000 Hz (oben) und 800 Hz (unten).

Abb. 3.2.15

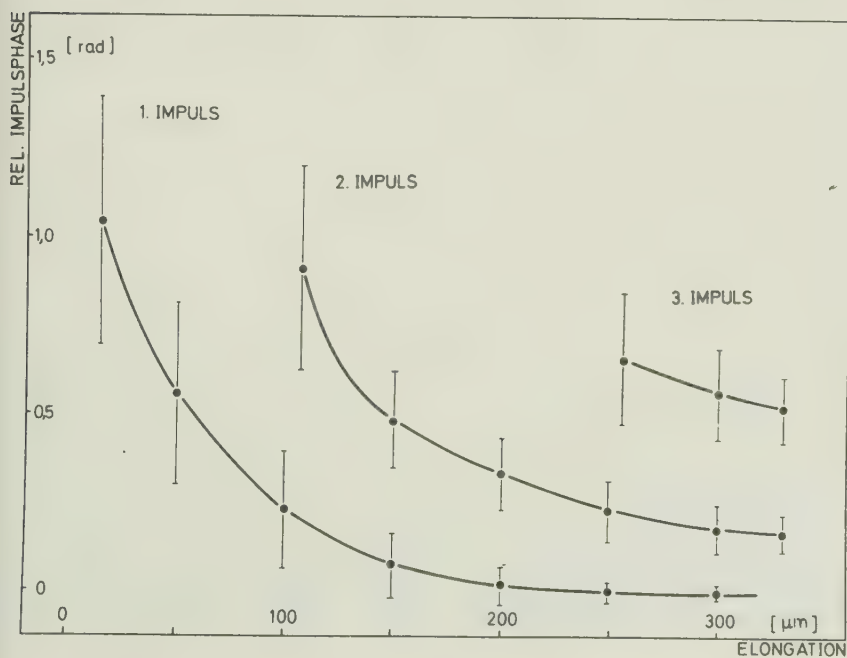
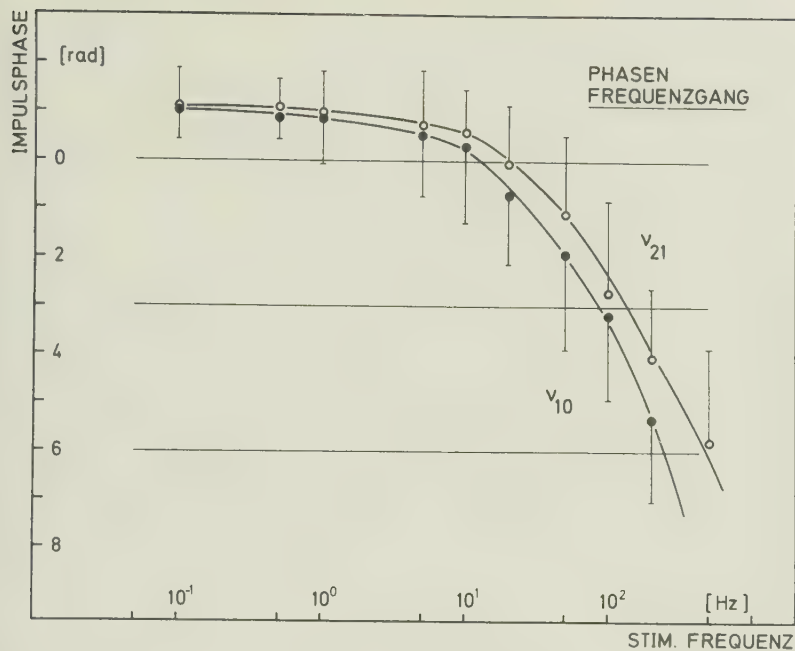
Gesamtdiagramm der Phasenfrequenzgänge von 37 drucksensiblen Hautafferenzen für vorlastfreie Transformation des vibratorischen Reizes.

Mittelwerte und (einseitig aufgetragene) Standardabweichungen des Phasenwinkels der afferenten Impulsmuster von 37 M-Einzel-fasern für die 1. und 2. Synchronisationsschwelle (v_{10} bzw. v_{21}) in Abhängigkeit von der Reizfrequenz.

Abb. 3.2.16

Relative Phasendrift und Impulsrekrutierung eines zuletzt aus drei Impulsen bestehenden Salvenmusters einer drucksensiblen M-Einheit des N. infraorbitalis bei zunehmender Vibrationsamplitude und konstanter Reizfrequenz (10 Hz).

Phasenwerte (als Mittelwert der Lage des Spike-Dichtemaximums in einem Phasenhistogramm) bezogen auf die Endphasenlage des 1. Impulses in der Reizperiode. Angabe der relativen Schwankungsbreite der Impulse entsprechend der Breite der Spike-Dichteverteilung im Phasenhistogramm.



tionsschwellen (Bewertung des jeweils ersten Salvenimpulses) den Nulldurchgang der Vibration, um schließlich bei hohen und höchsten Reizfrequenzen eine überproportionale Nacheilung zu erleiden. Dabei lagen die Phasenwinkel der Impulsmuster höherer Synchronisationsschwellen jedoch stets vor denjenigen der niedrigeren und Absolutschwellen. Wie dem Diagramm ferner zu entnehmen ist, wirkten sich Schwellendifferenzen, z.B. zwischen den ersten beiden Synchronisationsniveaus (v_{10} und v_{21}), im oberen Frequenzband stärker in der Phase aus. Analoges Verhalten wurde auch bei höheren Synchronisationsschwellen beobachtet. Im untersten Frequenzband dagegen überlagerten sich die Meßwerte und Standardabweichungen der Phasenwinkel derart, daß aufgrund der Phasenlage des Impulsmusters die Schwellenzugehörigkeit nicht abzuleiten war.

Allgemein wurden durch Erhöhung der Vibrationsamplitude die Triggerzeitpunkte der afferenten Impulse vorverlegt. Beim Auslösen von mehr als einem Aktionspotential pro Reizperiode (d.h. also nach Erreichen höherer Schwellenelongationen) resultierte ebenfalls eine Verringerung des Phasenwinkels. Dieses Prinzip der intensitätsbedingten Phasenverlagerung, der Einschränkung der Phasenschwankungsbreite und der Impulsrekrutierung innerhalb der Reizperiode soll an einem typischen Beispiel, einem zuletzt aus insgesamt drei Impulsen bestehenden Salvenmuster einer M-Afferenz bei konstanter Reizfrequenz (10 Hz), aber zunehmender Reizamplitude demonstriert werden (Abb. 3.2.16): Bei Erreichen der Absolutschwelle wurde zunächst der 1. Impuls mit einem relativ hohen Phasenwinkel (später Triggerzeitpunkt) ausgelöst, der unter kontinuierlichem Anstieg der Reizintensität immer mehr zu früheren Zeitpunkten verschoben wurde. Als die Elongation Werte von 100, um

überschritten hatte, war der 1. Impuls in der Reizperiode schon relativ weit nach vorne gedriftet. Bei dieser Konstellation erschien der 2. Nervenimpuls, der gegenüber dem 1. Aktionspotential eine recht hohe Verzögerung aufwies. Unter stetiger Erhöhung der Reizamplitude verschoben sich beide Impulse - insbesondere aber der 2. - weiter zu früheren Triggerzeitpunkten, bis der 1. Nervenimpuls etwa bei einer Elongation von 250 μ m seine starre Endposition erreichte. Unmittelbar oberhalb dieses Wertes wurde noch ein drittes Aktionspotential ausgelöst, welches nun wiederum, den ersten beiden nacheilend, zunächst die stärkste, intensitätsabhängige Schwankungsbreite und Phasendrift besaß. Abgesehen von dem Phänomen, daß die Impulsrekrutierung stets vom Ende der Salve und von höheren Phasenwinkeln ausging, zeigte der letzte Nervenimpuls immer die relativ stärkste Drift. Dabei war unerheblich, ob als Ursache der Phasenwanderung bei konstanter Reizfrequenz die Vibrationsamplitude selbst, eine überlagerte, mechanische Vorlast oder sogar eine Temperaturänderung (mit ihrer Wirkung im Sinne einer Schwellenverschiebung) in Frage kam. Schließlich wurde bei allen M-Afferenzen festgestellt, daß die Phasendrift außerdem frequenzabhängig war, da im oberen Frequenzbereich in der Regel höhere, intraperiodische Impulsverschiebungen gemessen wurden.

Die Phasenwerte waren nach Adaptation der Einzelfasern aus Phasenhistogrammen (bei jeweils 15-facher Überlagerung der oszillographisch exakt getriggerten Mikroviibration mit konstanter Frequenz und Elongation) als Zeitpunkt des Impuls-Dichtegipfels abzulesen. Die Abb. 3.2.17 zeigt zwei Registrierausschnitte von den Phasenhistogrammen eines Einzelfaser-Impulsmusters mit niederfrequenter 1:1-Synchronisation. Spike-Dichtemaximum und

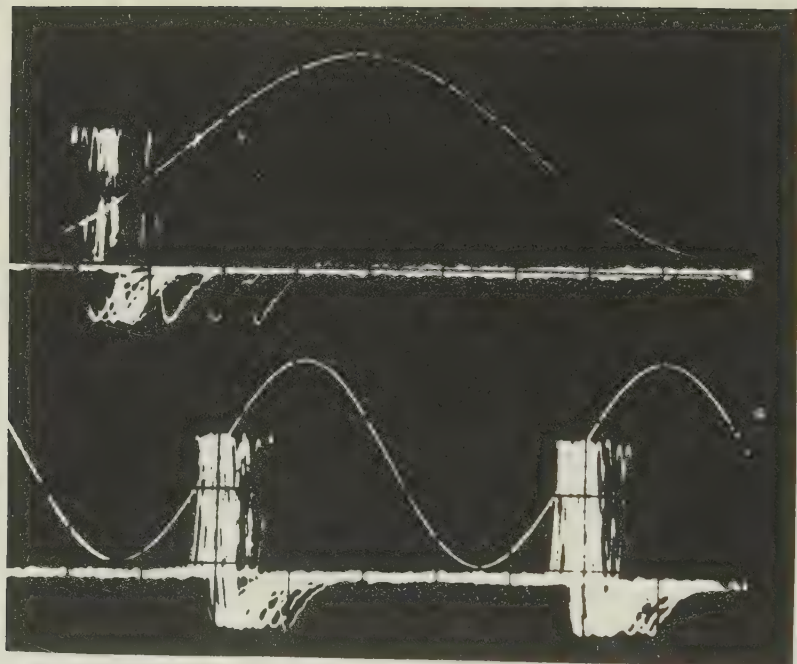


Abb. 3.2.17

Phasenhistogramme des 1:1-synchronisierten Impulsmusters einer M-Einzelfaser bei konstanter Reizamplitude.

15-fache Überlagerung der Impulse und des Reizes bei oszillographisch exakt getriggelter Mikrovibration. Elongation $100\text{ }\mu\text{m}$, Frequenzen 10 Hz (oben) und 20 Hz (unten).

Schwankungsbreite der Impulsphase ließen sich bei dieser Vorgehensweise unter Amplituden-, Frequenz- und Vordruckvariation gut darstellen und vermessen.

Neben der dargelegten Abhängigkeit von der Schwingungsamplitude unterlagen die Phasen-Frequenzbeziehungen der afferenten Impulsmuster einer zusätzlichen, durch statischen Vordruck bewirkten Phasendrift. Der Einfluß einer solchen Vorlast auf die Impulsphase bei den verschiedenen Reizfrequenzen sei abschließend anhand der Phasen-Frequenzkurven einer drucksensiblen Einzelfaser verdeutlicht, die in Abb. 3.2.18 wiedergegeben sind. Die Phasenfrequenzgänge, die sich auf die untere Schwelle für 1:1-Synchronisation des Impulsmusters beziehen, zeigen bei positiver Vorlast und mittleren bis hohen Reizfrequenzen eine deutliche Phasendrift zu geringeren Verzögerungen.

Superponierte Zug- und Druckvorlasten wirkten sich, wie nach Kenntnis der entsprechenden Amplitudenfrequenzgänge schon zu erwarten war, je nach dem Fasertypus (Zug- oder Druckafferenz) gegensätzlich aus. D.h. ein zusätzlicher, gleichmäßiger Vordruck führte bei Druckeinheiten zur Verringerung ihrer Phasenwinkel, eine Zugspannung hatte entsprechende Wirkung bei Zugeinheiten. Dagegen ergeben sich erhöhte Phasenverzögerungen bei den Kombinationen von Zugvorlast und Druckeinheiten bzw. Druckvorlast in der Einwirkung auf Zugafferenzen.

Zur Untersuchung der Transformationseigenschaften der mechano-spezifischen Afferenzen der Selachierhaut wurden außer der sinusförmigen Mikrovibration auch Rechteckreize benutzt. Für die letzteren konnten ebenfalls entsprechende Schwellen gemessen werden, wobei allerdings insgesamt drei Reizparameter zuberücksichtigen

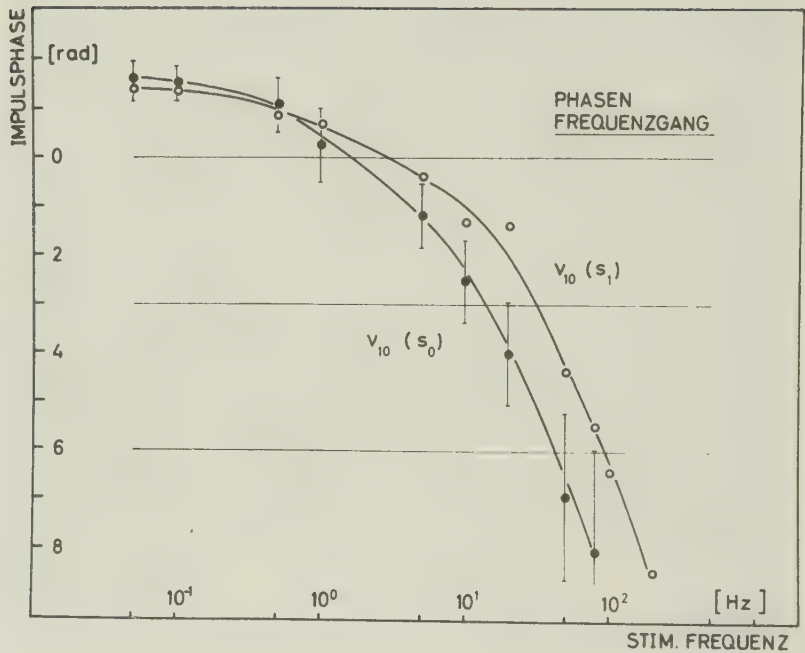


Abb. 3.2.18

Phasenfrequenzgang einer drucksensiblen Einzelafferenz des N. infraorbitalis mit und ohne Druckvorlast.

Schwellenkurve der 1:1-Synchronisation ohne Vordruck $v_{10}(s_0)$ unter Angabe des Mittelwertes von jeweils 6 Einzelregistrierungen und der Standardabweichung; desgleichen für Druckvorlast $v_{10}(s_1)$ durch überlagerte, stationäre Elongation $s_1 = 150 \mu\text{m}$ unter Angabe der Mittelwerte.

waren, die Reiz- oder Rechteckamplitude, die Reizfrequenz bzw. Zahl der Rechteckreize pro Sekunde sowie das Tastverhältnis als Relation von Reiz- zu Pausendauer. Bei einem (gegenüber der Sinusstimulation vergleichbaren) Tastverhältnis von 1 zeigte sich, daß die 1:1-Schwelle der druck- und zugsensiblen Einheiten für vorlastfreie Rechteckstimulation (Abb. 3.2.19a,b) in Beziehung zu der entsprechenden Synchronisationsschwelle für Sinusreize im unteren Frequenzbereich deutlich niedriger verlief, daß das Schwellenoptimum etwa in dasselbe Elongations- und Frequenzintervall fiel und daß die Schwellen im oberen Frequenzbereich vergleichsweise wesentlich höher lagen. Dasselbe wurde bei stärkeren Stimulationsintensitäten für die höherwertigen Schwellen festgestellt. Einflüsse der einer zusätzlichen, statischen Vorlast auf die erzielte Impulsrate sowie die Latenz der neuralen Antwort waren auch hier in voller Analogie zu beobachten.

Mit Rechteckreizen längerer Dauer und einem sehr geringen Tastverhältnis wurde schließlich das Adaptationsverhalten der M-Einheiten analysiert (Abb. 3.2.19c). Unter normalen, vorlastfreien Bedingungen wurde dabei stets eine phasische Reaktion mit einer vollen Adaptation registriert. Mit Zeitkonstanten von ca. 3 sec (und teilweise noch größeren Werten) gehörten sie zu den langsam adaptierenden Afferenzen. Ausgesprochen hohe Druck-Vorlasten (z. B. über 100 p/mm^2) enthüllten jedoch in der Regel eine zusätzliche tonische Komponente der afferenten Aktivität. Infolgedessen können die Mechanorezeptoren der perioralen Selachierhaut im Prinzip als PD-Sensoren (mit überwiegender D-Komponente) angesehen werden - vergleichbar mit den wohlbekannten PD-Mechanorezeptoren in der Säugerhaut (Fitzgerald, 1940; Hensel und Boman, 1960; Iggo, 1963).

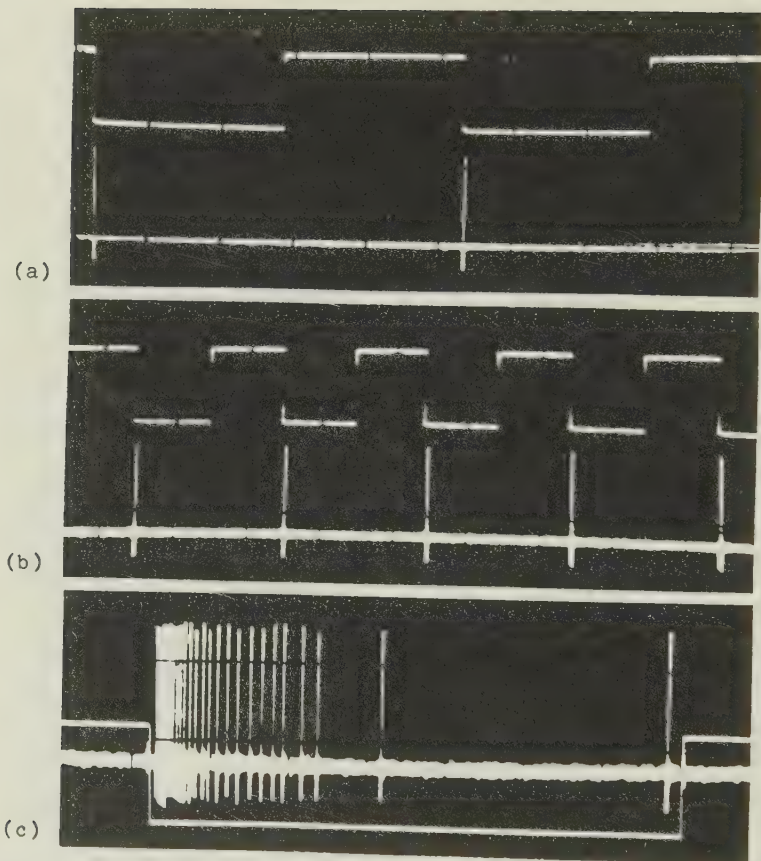


Abb. 3.2.19a-c

Vorlastfreie Rechteckstimulation cutaner Mechanorezeptoren mit 1:1-Synchronisation des afferenten Impulsmusters (a, b) sowie mit Adaptationsreaktion (c).

Ausschnitt a und b: Nullliniensymmetrische Rechteckreize (Amplitude $45\mu\text{m}$, Frequenzen $0,2\text{ Hz}$ (a) bzw. $0,5\text{ Hz}$ (b), Tastverhältnis 1) und neurale Impulsmuster einer Druckafferenz.

Ausschnitt c: Asymmetrischer, langdauernder Rechteckreiz (Druck-Nulllinie entsprechend dem oberen Spurniveau, Reizdauer $6,8\text{ sec}$, Amplitude $140\mu\text{m}$, Tastverhältnis $1/20$) mit adaptierender neuraler Antwort eines anderen Druckreceptors.

Während ein kleiner, umschriebener Sektor der Hautoberfläche mit maximaler afferenter Reaktion, ein "Focus", für die meisten mechanospezifischen Fasern aufgefunden werden konnte, welcher zumindest das Areal einer Placoidschuppe umfaßte, variierte das gesamte Receptorfeld der einzelnen Afferenz in Form und Ausdehnung beträchtlich - nämlich etwa zwischen $0,5$ und 60 mm^2 , einem Gebiet von ca. 150 Placoidschuppen. Außerdem wurde für die Mehrzahl aller M-Einheiten eine starke Überlappung ihrer receptiven Felder (bis zu 100 %) beobachtet. In 18 elektrophysiologischen Reihen wurde (überwiegend unter Benutzung von In-Situ-Präparaten) die mittlere räumliche Unterschiedsschwelle in der Periralregion zu $D_{\min} = (8,3 \pm 2,1) \text{ mm}$ bestimmt. Dazu lag der Abstand von je zwei benachbarten Foci als Kriterium zugrunde. Diese Distanz hing offenbar ab von der peripheren Focus- bzw. Receptorichte sowie von der Zahl und der Verschaltung (Di- oder/und Konvergenz) der beteiligten Fasern. Die ermittelte Schwelle unterschied sich jedoch deutlich von entsprechenden Werten anderer Körperregionen. Vergleichende Messungen an der dorsolateralen Haut in der Nähe des Seitenlinienkanales, die dort von Ästen des v. vagus versorgt wird, erbrachten Schwellenwerte von $D'_{\min} = (27,9 \pm 10,4) \text{ mm}$ (nach Nier, 1976).

Bei der Analyse der Reiztransformation mit normierten, stufenförmigen Einsenkungen (Rechteck-Sprungreize) an verschiedenen Hauptpunkten eines Receptorfeldes wurde deutlich, daß einige grundlegende Parameter der afferenten Reaktion, wie Overshoot, Latenz, D-Relation und Adaptationszeitkonstante, sich mit der Distanz zwischen dem punktförmigen Reizort und dem Focus veränderten. Durch Annäherung an den Focus, der als Projektion der subcutan gelegenen Rezeptoren oder Receptoraggregate auf die Hautoberfläche

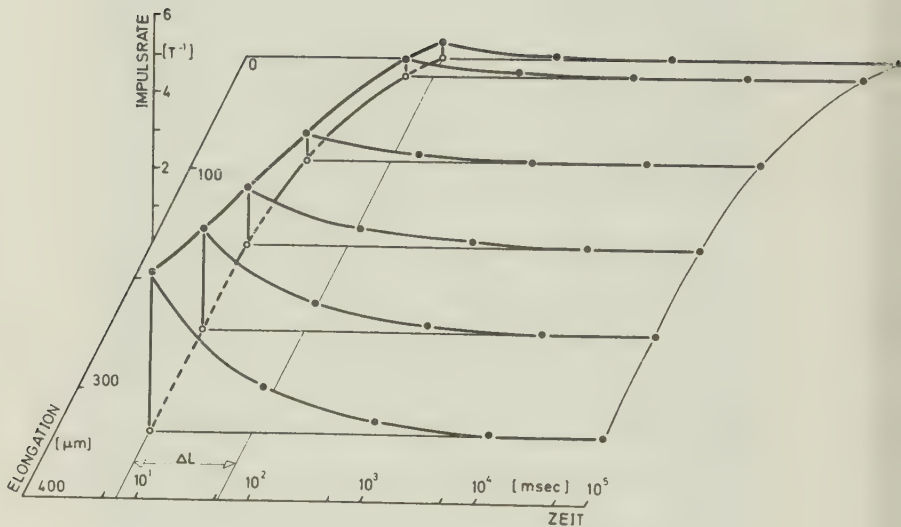


Abb. 3.2.20

Übergangsfunktionen der neuralen Aktivität nach Rechteckreizung mit überlagertem Vordruck.

Adaptationszeitverläufe der Receptorantwort einer M-Einzelafferen bei konstanten Sprungreizen (Amplitude $100 \mu m$, Dauer 10 sec) und superponierten Vordruck-Elongationen unterschiedlicher Stärke. Abszisse: Zeit nach Reizeinsatz. Afferente Receptorantwort: Overshoot und Latenz (L) in Abhängigkeit von der Vorlast, druckbedingter Latenzunterschied (ΔL), Integrationszeit (T) 10 msec.

angesehen werden kann, erhöhte sich der erzielbare Overshoot stetig bis zu einem Maximum. Die Latenz der afferenten Reaktion und ihre Adaptationszeitkonstante verminderten sich, während die P-Komponente (bei positiven Vorlasten) gewöhnlich sogar noch stärker zunahm als die D-Komponente.

Der Einfluß einer konstanten, positiven Vorlast (vorgegeben und dem Reiz überlagert als stationäre Hauteinsenkung) auf die afferente Antwort der cutanen Mechanorezeptoren wurde auch für Rechteckreizung bei mehreren Einzelfasern gemessen und an einem Beispiel in der Abb. 3.2.20 (nach Nier, 1976) dargestellt. Insbesondere der Overshoot und die Latenz waren reziprok von einer Vorlast-Superposition betroffen. Der gegensätzliche Effekt wurde wiederum erzielt, wenn eine zugsensible Afferenz der Druck-Reizkombination unterworfen war.

3.3 Unspezifische Mechano- und Thermoafferenzen

Neben den spezifisch mechanischen und spezifisch thermischen Afferenzen enthielten die getesteten Präparate des N. infraorbitalis und des N. facialis auch eine Reihe biophysikalisch unspezifischer Fasern mit mechanischer und zugleich thermischer Sensibilität, die das periorale Hautgebiet sensorisch versorgten. Von insgesamt 24 Einzelfasern dieser Art (9 N. facialis / 15 N. infraorbitalis) wurden die Impulsmuster registriert und Meßwerte aufgenommen, die für das thermische und mechanische Reizverhalten dieser Fasergruppe charakteristisch waren.

Im Vergleich zu den thermospezifischen (T-) Fasern fand sich Spontanaktivität bei den mechano- und thermosensiblen (MT-) Afferenzen nur in wesentlich geringerem Umfang, sowohl was die zeitliche als auch was die thermische Dimension anbetraf. Im allgemeinen waren die Spontanentladungen, auch bei konstanter Temperatur, nur über eine gewisse Zeitdauer zu beobachten, gleichzeitig waren sie meist an einen bestimmten, relativ eng begrenzten Temperaturbereich gebunden. Dieser Bereich umfaßte im Mittel etwa das Intervall zwischen 9 und 21°C - einen für die natürliche Umgebung von Scylliorhinus wichtigen Temperaturbereich, in dem (wie in Kapitel 3.4 noch dargelegt wird) die spezifisch thermischen Afferenzen dauerhafte, z.T. recht starke Aktivität zeigten.

In der Abb. 3.3.1 sind vier Originalregistrierungen von neuronalen Afferenzen eines dünnen Faserpräparates des N. facialis bei verschiedenen mechanischen und/oder thermischen Reizkonstellationen zusammengestellt. Im oberen Ausschnitt der Abb. 3.3.1a

wurde die stetige Spontanentladung einer MT-Afferenz bei konstanter Temperatur (12°C) registriert. Unregelmäßig wiederkehrende, kurze Salvenentladungen einer zweiten Faser (T-Afferenz) waren diesem Impulsmuster überlagert. Der untere Ausschnitt derselben Abbildung demonstriert den Einfluß eines zusätzlichen Wechseldruckes an einer Placoidschuppe des Receptorareales auf das zunächst nur durch die Adaptationstemperatur (12°C) bestimmte, relativ regelmäßige Entladungsmuster: Eine druckreizbedingte Modulation der zeitlichen Häufigkeit der großen Aktionspotentiale war die Folge, das unregelmäßige Auftreten der kleinen Salven blieb dagegen unbeeinflusst. Ein nachfolgend aufgebrachter positiver bzw. negativer thermischer Reiz mit Temperaturänderungen von 15 auf 18°C und umgekehrt (Abb. 3.3.1b, oberer bzw. unterer Ausschnitt) ergab kältesensible Reaktionen beider Einheiten, eine Hemmung der neuralen Aktivität nach schneller Erwärmung sowie eine Beschleunigung derselben nach plötzlicher Abkühlung des Receptorareales. Spezifitätsuntersuchungen mit minimalen Temperaturänderungen (kleiner als 1°C) und definierter Mikrovibration bestätigten das Vorliegen einer MT- sowie einer T-Afferenz im demonstrierten Präparat. Unter Berücksichtigung aller Testpräparate ergab sich jedoch, daß die Gruppe der T-Einheiten im N. facialis etwa doppelt so groß war wie diejenige der MT-Fasern.

Den regulären, kältesensiblen Reaktionen war bei schnellen, thermischen Reizen (mit mittleren und kleinen Zeitkonstanten des Temperatur-Zeitverlaufes) zuweilen eine zweite, gegensinnige, jedoch wesentlich schwächere Nebenreaktion überlagert, wie die unteren Ausschnitte der Abbildungen 3.1.1 für einen Erwärmungs- und 3.3.1b für einen Abkühlungstemperatursprung deutlich zeigen. Nach einer

Abb. 3.3.1a

Originalregistrierungen afferenter Impulsmuster eines dünnen Faserpräparates des N. facialis bei verschiedenen mechanischen und/oder thermischen Reizkonstellationen.

Oberer Ausschnitt: Spontanentladungen einer unspezifischen Afferenz (MT-Afferenz / große Aktionspotentiale) sowie einer thermospezifischen Faser (T-Afferenz / kleine Salvenpotentiale) bei konstanter Hauttemperatur (12°).

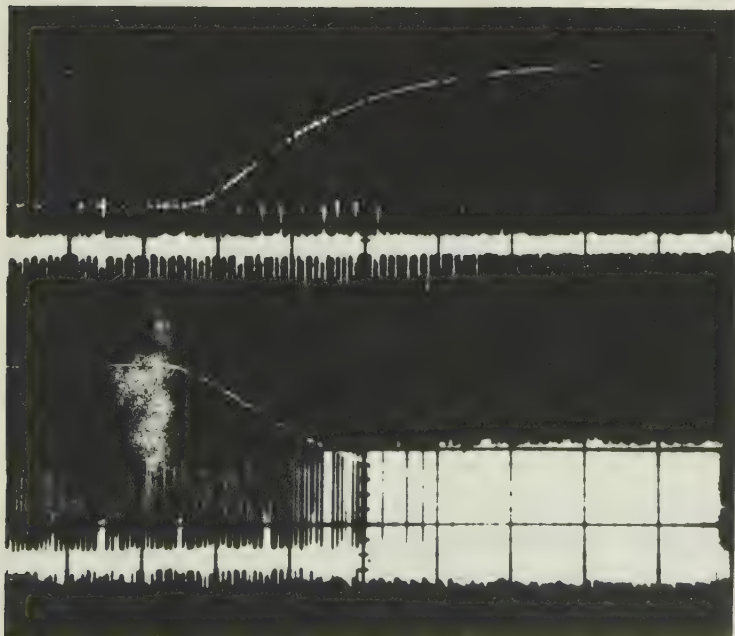
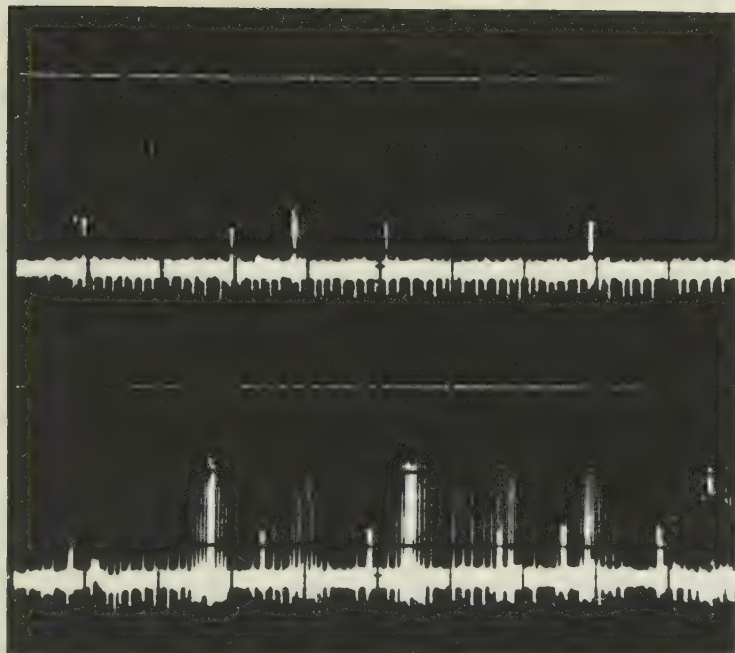
Unterer Ausschnitt: Zusätzliche Einwirkung eines leichten Wechseldruckes durch (manuell ausgeführte) Berührungen einer Placoidschuppe des Receptorareales mit einer Präpariernadel.

Aufzeichnungen des Neuro- und des Temperaturkanales: große Aktionspotentiale ca. $40 \mu V_{ss}$ (Spitzenwertdifferenz), gleichbleibender Thermospannungs-Zeitverlauf, Zeitbasis 1 sec/Div.

Abb. 3.3.1b

Afferente Reaktionen desselben Präparates bei positiver (oberer Ausschnitt) und negativer Temperaturänderung (unterer Ausschnitt) zwischen 15 und $18^{\circ}C$.

Parameter der Registrierung analog zu Abb. 3.3.1a.



geringen, transienten Beschleunigung (3.1.1) oder Hemmung (3.3.1b) der afferenten Aktivität - etwa nach der Art eines gedämpften Einpendelvorganges der Entladungsrate - folgte stets die stärkere, bei Kältesensibilität zu erwartende Reaktionsweise.

Nach der Bearbeitung der quantitativen Befunde des Temperaturverhaltens lassen sich aus den Einzeldaten besonders folgende Ergebnisse hervorheben: Über 80 % der MT-Afferenzen mit temporärer oder zeitlich andauernder Spontanaktivität bei konstanter Temperatur besaßen ein temperaturabhängiges Aktivitätsmaximum (Mittelwert der Temperatur des Aktivitätsmaximums: $17,3^{\circ}\text{C}$), welches durchschnittliche statische Impulsraten von ca. 25 Imp./sec aufwies. Die statische Komponente der thermischen Unterschiedsempfindlichkeit fiel mit Werten zwischen $\pm 0,1$ und $\pm 0,6$ Imp./sec $^{\circ}\text{C}$ im Vergleich zu derjenigen der T-Fasern sehr niedrig aus. Auch die dynamische Antwort der unspezifischen Einheiten auf Temperatursprünge war durchweg wesentlich schwächer, was als ein Unterscheidungsmerkmal gegenüber thermospezifischen Afferenzen gewertet werden kann. Die höchste Impulsrate unter dynamischen Bedingungen erreichte mit einem Wert von 72 Imp./sec nicht einmal 50 % der für vergleichbare Bedingungen ermittelten Durchschnittswerte in den T-Einheiten des N. infraorbitalis und des N. facialis. Quantitative Unterschiede zwischen den MT-Afferenzengruppen der beiden Hirnnerven erschienen nicht signifikant.

Für die Mechanosensibilität der MT-Fasern war die Synchronisationsfähigkeit ihrer afferenten Impulsmuster mit cutanen Vibra-

tionsreizen im unteren Frequenzband (von ca. 10^{-1} bis 10^2 Hz) kennzeichnend. Die Limitierung des Frequenzbandes war, insbesondere an dessen oberer Grenze, stark von der Temperatur abhängig, d.h. niedrige Hauttemperaturen engten den Bereich der Synchronisationsfähigkeit hier rapide ein. Das Transformationsverhalten der unspezifischen Einheiten, ihre afferente Kodierung von Reizamplitude und -frequenz, entsprach prinzipiell demjenigen der mechanospezifischen Afferenzen. Allerdings schwankte die mechanische Empfindlichkeit der MT-Rezeptoren erheblich, so daß selbst wiederholte, unmittelbar aufeinanderfolgende Messungen bestimmter Aktivitätsparameter von Einzelafferenzen (Verwendung nur von Einzelfaser-Impulsmustern zwecks Identitätsüberwachung der Einheiten) unter denselben statischen oder dynamischen Reizbedingungen zu nennenswerten Abweichungen der Meßwerte (bis zu 40 %) führten. Kontinuierliche, überschwellige Reizung mit Sinusvibration ergab jedoch bei den spontanaktiven sowie bei den zunächst "latenten" Einheiten in der Regel das bekannte Ergebnis einer phasenstabilen, periodischen Impulstriggerung bzw. Salvenauslösung (Abb. 3.3.2). In Analogie zu den M-Afferenzen wurden bei den einzelnen MT-Einheiten stufenförmige, bei den Faserverbänden derselben Spezifitätsgruppe dagegen stetig ansteigende Transformationskennlinien der Reizamplitude bei konstanter, diskreter Reizfrequenz erhoben. Der Frequenzgang der neuralen Antwort auf Vibrationsreizung bzw. der Frequenzverlauf verschiedener Synchronisationsschwellen zeigte die entsprechenden, im Kapitel 3.2 dargelegten Merkmale mit der Einschränkung einer stärkeren Streuung der Daten. Die Absolut- und die höheren Synchronisationsschwellen der mechanischen Stimulation sowie die Steigung der

Abb. 3.3.2

Afferente Impulsmuster einer unspezifischen Einzelfaser des N. infraorbitalis bei zunehmender Intensität des Vibrationsreizes und zwei unterschiedlichen, konstanten Hauttemperaturen.

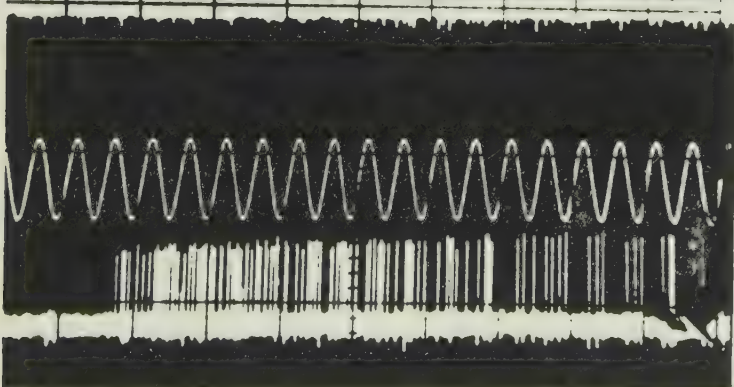
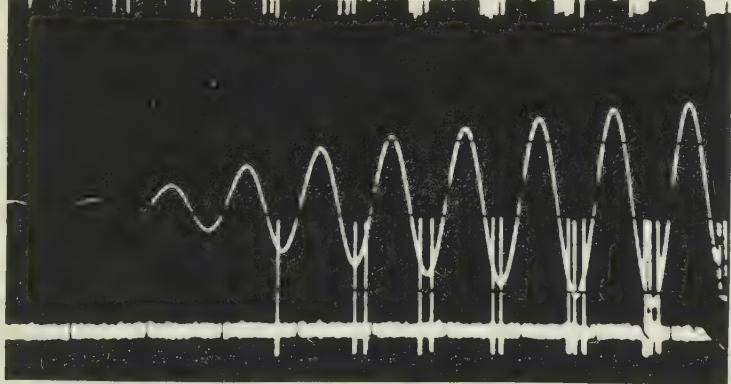
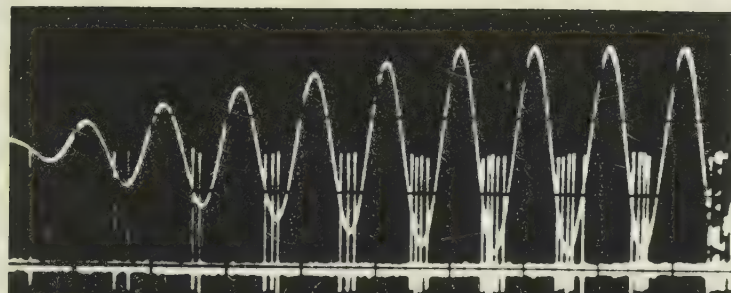
Von 0 auf ca. $120\text{ }\mu\text{m}$ ansteigende, vordruckfreie Vibrationsamplitude eines sinusförmigen Reizes der Frequenz 1 Hz angreifend an einer Placoidschuppe des perioralen Receptorfeldes. Adaptationstemperaturen 18°C (oberer Ausschnitt) und 12°C (unterer Ausschnitt).

Abb. 3.3.3

Reizsynchronisierte Entladungen einer MT-Faser des N. infraorbitalis bei konstanter Mikrovibration (Frequenz 2 Hz, Auslenkungsamplitude $50\text{ }\mu\text{m}$) mit überlagerten Kältereizen unterschiedlicher Stärke.

Oberer Ausschnitt: Stabiles, 1:1-synchronisiertes Impulsmuster bei einer Ausgangstemperatur von 18°C mit superponierter Receptorantwort auf einen negativen Temperatursprung von 18 auf 12°C .

Unterer Ausschnitt: Dasselbe Präparat ohne neurale Antwort bei einer Ausgangstemperatur von 30°C unter demselben Vibrationsreiz, welchem ein negativer Temperatursprung von 30 auf 12°C überlagert war.



Transformationskennlinien (Beziehung von peripherer Reizamplitude und afferenter Reizantwort für eine feste Reizfrequenz) waren darüber hinaus von der konstanten Ausgangs- bzw. Adaptationstemperatur abhängig. Bei einem Vergleich des unteren und oberen Ausschnittes der Abb. 3.3.2 fällt die durch Wechsel der Hauttemperatur bewirkte Verschiebung der Schwellenlage auf. Nach Adaptation an 12°C war bei derselben Einheit eine deutliche Schwellenerhöhung gegenüber dem Test bei 18°C zu bemerken.

Durch Superposition der statischen sowie der dynamischen Reizkomponente verschiedener (mechanischer und thermischer) Modalitäten kam es im afferenten Impulsmuster der MT-Faser zu einer nichtlinearen Abbildung der Summe der beiden eingangsseitig anliegenden Signale. Infolge der gleichzeitigen Applikation beider Reizformen mußte je nach ihrer Wirkungstendenz eine niedrigere oder höhere Schwelle überwunden werden, als das bei getrennter Einwirkung für den einzelnen Reiz der Fall war. Im Sinne einer wünschenswerteneindeutigen, afferenten Übertragung der Reizinformation wurde durch die Überlagerung wie durch die gegenseitige Beeinflussung der Sensibilität eine Übermittlung der Detailinformation der beiden Reize verhindert, da eine reziproke, spätere Zuordnung zwischen neuralem Muster und peripherem Reizsignal bei der Einzelfaser wie im Gesamtnerven nicht mehr möglich erschien.

Die Abb. 3.3.3 zeigt in ihrem oberen Registrierausschnitt (linke Hälfte) den Fall der regelmäßigen 1:1-Synchronisation von Impulsmuster und Vibration bei einer MT-Afferenz. Etwa in der Streifenmitte setzte ein Kältesprung von 18 auf 12°C ein und veränderte durch den resultierenden, mäßigen Overshoot der ebenfalls kältesensiblen Einheit deren Schwelle für die zugleich wirksame Mikro-

vibration: Höhere Impulsraten mit relativ stark schwankender Phasenlage waren die Folge. Wurde die Ausgangstemperatur in den oberen thermischen Bereich verlagert (30°C , keine Spontanaktivität), so ergab sich bei dem nun stärkeren Kältesprung von -18°C ein wesentlich ausgeprägterer Overshoot der afferenten Entladungen, bis wiederum ein der Endtemperatur von 12°C entsprechendes Aktivitätsniveau erreicht wurde. Auch hier setzte unmittelbar die vibrationsbedingte Modulation des Impulsmusters ein. Weder bei stationären Impulsmustern noch bei Wechsel der Aktivitätsparameter (wie Impulsrate, Impulsphasenlage, Salvendauer u.ä.) ließen sich aber eindeutige Rückschlüsse auf ihren mechanischen oder thermischen Ursprung in der Peripherie ziehen.

Noch verwickelter wurden die Kodierungsverhältnisse schließlich unter Beachtung eines weiteren, frei variablen Reizparameters, des statischen Vordruckes. Allerdings bestätigte die Untersuchung afferenter Antworten der unspezifischen Rezeptoren auf thermische und vibratorische Reizung mit zusätzlicher, variabler Vorlast die Ergebnisse, die von den mechanospezifischen Fasern beider Hirnnerven gewonnen worden waren. Die neurale Aktivität der zumeist drucksensiblen MT-Einheiten wurde (jedoch in nichtlinearem Zusammenhang zwischen Vordruck und Impulsrate) durch Zunahme des Vordruckes und durch Überlagerung mit anderen Reizformen superponierten Vordruckes erhöht.

Cutane Afferenzen, die im gesamten physiologischen Temperaturintervall keine oder nur kurzzeitige Spontanentladungen zeigten, wurden ebenfalls auf ihre Mechanosensibilität und Synchronisationsfähigkeit untersucht. Die thermische Spezifitätstestung ergab stets, daß auch diese Gruppe auf schnelle Abkühlungen mit einem Overshoot reagierte. Sie war aufgrund dieser Tatsache eben-

falls der MT-Population zuzuordnen. Bei der "stummen" wie bei der spontanaktiven Fasergruppe wurde schließlich der Temperaturbereich der dynamischen Thermosensibilität mit Standardreizen (in Temperaturdifferenz und Zeitkonstante gleichbleibende Sprünge von $\pm \Delta T = 3^{\circ}\text{C}$ und $\tau = 3 \text{ sec}$) durchlaufen, ohne daß vibratorische Stimulation überlagert war. Neben einem Maximum der dynamischen Reaktion bei mittleren Temperaturen zeigte sich, daß innerhalb eines Intervalles von ca. 4 bis über 28°C deutliche, kurzzeitige Reizantworten mit negativem Temperaturkoeffizienten erzielt werden konnten. Damit war der dynamische Aktivitätsbereich für thermische Reizung (Abkühlungen) weit größer als der statische. Als dynamische Temperaturschwellen wurden bei diesen Messungen durch Verkleinerung der Amplitude des Temperatursprunges Werte unter $\pm 2^{\circ}\text{C}$ festgestellt, wobei die spontanaktiven Einheiten durchweg etwas empfindlicher reagierten als die stummen Fasern, deren Schwellen bei -2 bis -3°C lagen.

Die unspezifischen Afferenzen ohne Spontanaktivität waren sämtlich drucksensibel (wie auch der überwiegende Teil aller MT-Einheiten), d.h. ihre Potentiale wurden bei Rechteckreizen nur in Druckrichtung bzw. bei Sinusvibration niedriger Frequenz stets in der Druckphase (bei Auslenkung der Vibratorachse zur Hautoberfläche) ausgeklinkt. Die Abb. 3.3.4 demonstriert das Verhalten einer solchen Einheit, die dem N. infraorbitalis angehörte, unter Vibrationsreizung mit überlagerter Abkühlung. Nach Adaptation der Haut an 18°C (oberer Ausschnitt) wurde zunächst eine Vibrationsamplitude eingestellt, die bei der gewählten Reizfrequenz von 0,5 Hz gerade noch keine afferente Reaktion hervorrief bzw. eine Elongation, die für diese Frequenz und Adaptationstemperatur un-

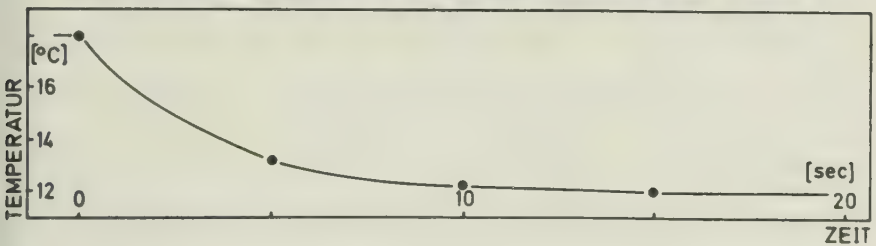
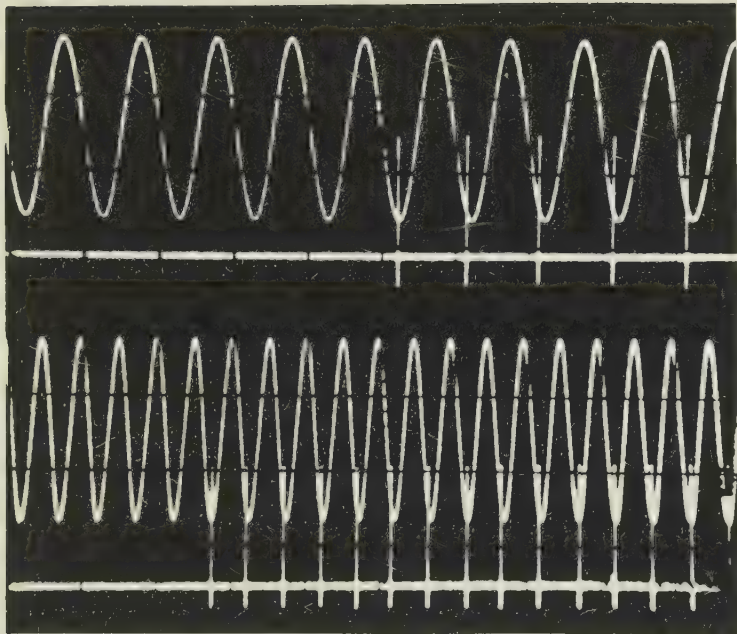


Abb. 3.3.4

Neurale Afferenz einer nicht-spontanaktiven Einheit des N. infra-orbitalis mit mechanischer und dynamisch-thermischer Sensibilität. Konstante Vibrationsreizung mit unterschwelliger Elongation ($63\text{ }\mu\text{m}$) für zwei Reizfrequenzen (0,5 Hz, oberer Ausschnitt / 1 Hz, unterer Ausschnitt), der Abkühlungen von 18 auf 12°C überlagert waren.

Registrierung der Signale des Neuro- und Mechanokanals. Das thermische Signal wurde von einem Analogfall übernommen und mit seinem charakteristischen Zeitverlauf im unteren Diagramm dargestellt. Zeitbasis der Registrierung: 2 sec/Div.

mittelbar unter der Absolutschwelle lag. Ein im Zeitpunkt 0 (vgl. Diagramm zum Temperatur-Zeitverlauf) ausgelöster Kältereiz von -6°C bewirkte eine synchronisierte Entladung, deren latenter Overshoot auf dem 1:1-Synchronisationsplateau der betreffenden, stufenförmigen Transformationskennlinie lag und somit nicht als weitere Steigerung der Impulsrate in Erscheinung treten konnte. Nach einer Dauer von etwa 6 Minuten wurde das synchronisierte Impulsmuster lückenhaft, um schließlich 20 Minuten später völlig zu verlöschen. Durch weitere schnelle Abkühlungen war es jedoch wiederum möglich, afferente Antworten zu erzielen, die mit sinkender Ausgangstemperatur der Abkühlung in der Intensität wie in der Dauer abnahmen. Entsprechende Beobachtungen konnten auch für andere Frequenz- und Amplitudenbereiche gemacht werden, wobei jeweils die zugeordneten, mechanisch-vibratorischen Schwellen (höhere Synchronisationsschwellen) zur Wirkung kamen. Der untere Ausschnitt der Abb. 3.3.4 zeigt den Analogfall für die Reizfrequenz 1 Hz, in dem - dank einer geringfügig niedrigeren Synchronisationsschwelle - die neurale Antwort etwas eher einsetzt. Bei Erwärmungen traten im allgemeinen spiegelbildliche Erscheinungen auf, indem latente, kurze Zeit anhaltende Schwellenerhöhungen erzielt wurden. Dieses Phänomen ließ sich durch Einstellung einer leicht überschwelligen, mechanischen Reizintensität (z.B. für 1:1 Synchronisation) realisieren, die nach dem positiven Temperatursprung zur Impulstriggerung infolge der Schwellenerhöhung nicht mehr ausreichte.

Den Einfluß der Adaptationstemperatur auf die relative Schwellenreizstärke der MT-Afferenzen bei sinusförmiger Mikrovibration gibt die Abb. 3.3.5 unter Berücksichtigung von zwei Frequenz-

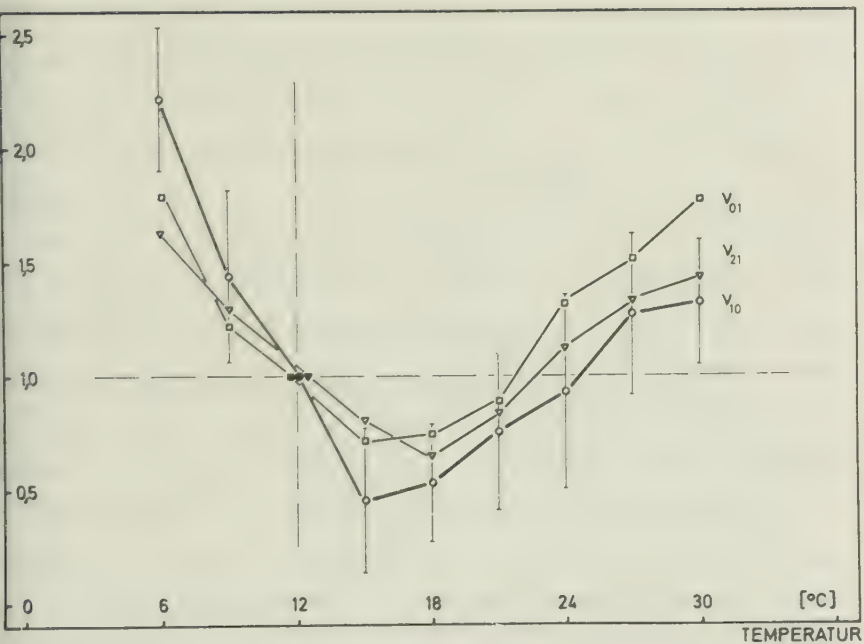


Abb. 3.3.5

Relative Schwellenreizstärke von 24 mechano- und thermosensiblen Einzelfaser-Afferenzen der Selachierhaut für sinusförmige Mikro-vibration im Frequenzband von 0,1 bis 10 Hz in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur.

Mittelwerte (der 24 durchschnittlichen Schwellenintensitäten innerhalb des o.g. Frequenzbandes) angegeben für die Absolutschwelle (V_{01}) sowie für die 1:1- und 2:1-Synchronisationsschwellen (V_{10} / V_{21}). Standardabweichungen eingetragen nur für die 1:1-Synchronisationsschwelle (V_{10}). Bezugspunkte waren die durchschnittlichen Intensitäten jeder Schwelle und Afferenz bei der Adaptationstemperatur von 12°C.

dekaden wieder. Für die Absolutschwelle (v_{01}) sowie für die Schwellen der 1:1- und 2:1-Synchronisation (v_{10} / v_{21}) wurden die relativen Schwellenelongationen im Temperaturbereich von 6 bis 30°C ausgemessen. Bezogen waren diese Werte auf die der jeweiligen Schwelle des Testpräparates entsprechende und über zwei Frequenzdekaden gemittelte Auslenkung bei einer konstanten Hauttemperatur von 12°C. Die von jeder einzelnen MT-Afferenz für die ausgewählten, diskreten Reizfrequenzen (0,1/0,2/0,5/0,8/1/2/5/8 und 10 Hz) erhobenen drei Schwellenauslenkungen bei einer bestimmten Adaptationstemperatur wurden zunächst jeweils über dieses Frequenzband gemittelt, bevor die so erhaltenen drei Durchschnittswerte jeder Afferenz in die entsprechende, insgesamt je 24 Durchschnittswerte umfassende Schwellen- und Temperaturgruppe einbezogen und wiederum gemittelt werden konnten. Während die frequenzband-gemittelten Durchschnittswerte aller drei Schwellen recht hohe Streuungen besaßen (vgl. Standardabweichungen der 1:1-Synchronisationsschwelle) und zumeist keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Synchronisationsschwellen auftraten, ergab sich eine deutliche, temperaturabhängige Tendenz sämtlicher Vibrationsschwellen mit einem Minimum. Dieses Minimum lag im mittleren Temperaturbereich bei Werten zwischen 15 und 18°C, in einem Temperaturintervall, in dem die meisten Afferenzen auch eine geringe Spontanaktivität aufwiesen. Der Kurvenverlauf machte deutlich, daß voll synchronisierte, afferente Impulsmuster in diesem mittleren, physiologischen Temperaturbereich besonders leicht zu erzielen waren.

Bei allen quantitativen Erhebungen über die Mechanosensibilität machte sich jedoch eine zusätzliche Zeitabhängigkeit der Daten

merkbar. Nach mehrfacher, punktförmiger Mikro vibration an einer Placoidschuppe der Hautoberfläche stellte sich neben der unmittelbaren Adaptation innerhalb einiger Sekunden (als mögliche Reaktion der Afferenz auf Einschwingvorgänge der beteiligten Transduktions- und Übertragungsprozesses bzw. als "dynamische Reiz- und Erregungsminderung" nach Hensel, 1966) ein langsamer verlaufender Hysteresis- und Ermüdungsprozeß ein. Damit konnte die innerhalb der ersten Minuten der Mechanostimulation erreichte Aktivität vor einer längeren Erholungspause nicht mehr mit entsprechenden Reizintensitäten erzielt werden. Inwieweit der chronologischen Abnahme der Reizeffektivität zeitliche Parameter (z.B. Reiz- und Pausendauer, ungünstiges Tastverhältnis), biochemische und/oder biophysikalische Faktoren (z.B. Anhäufung toxischer Stoffwechselmetabolite, plastische und strukturelle Veränderungen des cutanen Gewebes) zugrundeliegen, wird noch näher zu klären sein. Diese Abhängigkeit der Reizeffektivität wurde immerhin auch bei den vergleichsweise vorgenommenen In-Situ-Ver suchen mit völlig intakter Haut festgestellt. Nach kontinuierlicher Reizung (mit variabler Vibration in Elongation und Frequenz, mit wechselndem Vordruck und bei unterschiedlichen Adaptationstemperaturen der Haut) traten hier ebenfalls Absenkungen der neuralen Entladungsraten bzw. Erhöhung der Synchronisationsschwellen um Beträge von über 50 % während einer Reizdauer von 10 bis 20 Minuten auf.

Die afferente Aktivität der mechano- und thermosensiblen Einheiten wurde demnach erheblich von der zeitlichen Abfolge und Struktur der Reizsignale mitbestimmt. Registrierungen von kurzen Einzelreizen mit Rechteck- bzw. Sprungfunktionen und Pausen-

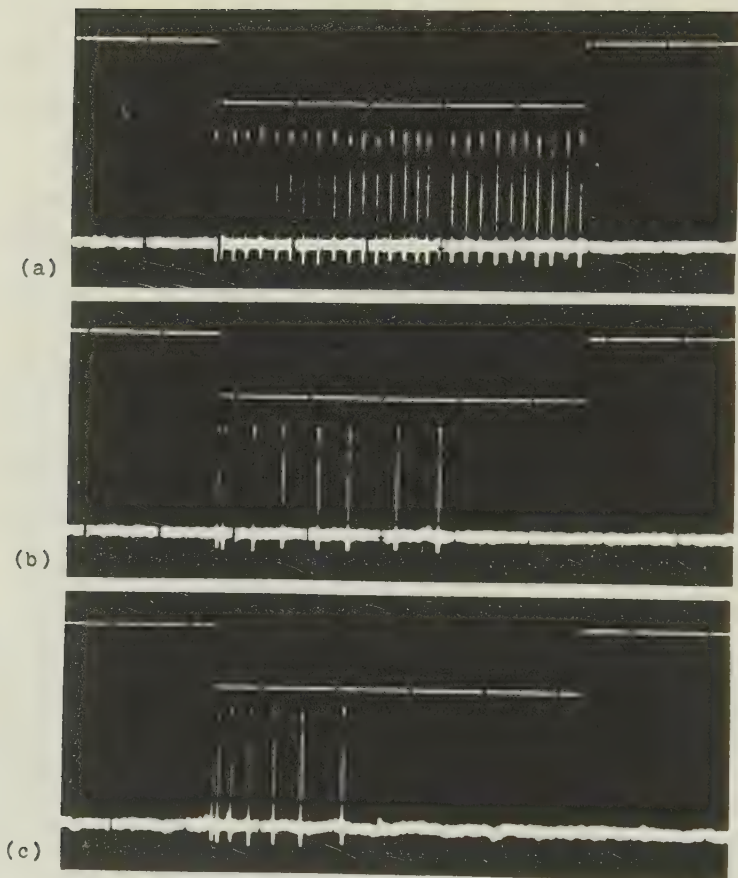


Abb. 3.3.6a-c

Cutane Afferenzen einer mechano- und thermosensiblen Einheit des N. infraorbitalis im In-Situ-Experiment. Einzelreize mit sprunghörmiger Druckbelastung einer Placoidschuppe der perioralen Haut von *Scyllium* bei konstanter Hauttemperatur (18°C).

Intermittierende Reizung mit einem Tastverhältnis von 1:6 (Pausenintervalle von 15 sec zwischen je zwei Reizphasen).

- (a) 1. Rechteckreiz (Elongation $85\mu\text{m}$, Dauer 2,5 sec) und neurale Afferenz (Impulsamplitude $0,35\text{ mV}$).
- (b) 10. Rechteckreiz mit verminderter Antwort.
- (c) 20. Rechteckreiz mit Restantwort.

Intervallen von 15 sec sowie den entsprechenden cutanen MT-Afferenzen in einem In-Situ-Experiment zeigen diese Veränderung recht deutlich (Abb. 3.3.6a-c). Zunächst erfolgte eine volle Reizantwort mit leichtem Overshoot und praktisch konstanter Dauerentladung (Ausschnitt 3.3.6a). Nach einiger Zeit mit intermittierender Belastung (ca. 3 min nach Testbeginn) war die neutrale Antwort schon stark zurückgegangen, insbesondere in Bezug auf die Stärke und Dauer ihrer P-Komponente bzw. ihrer statischen Aktivität (Ausschnitt 3.3.6b). Nach nochmaligem Ablauf einer Registrierpause mit regelmäßiger, intermittierender Druckeinwirkung (ca. 6 min nach Testbeginn) war die Reaktion schließlich auf eine noch geringere Restantwort zusammengeschrumpft (Ausschnitt 3.3.6c). Unter Fortführung dieser Stimulationszyklen setzte die Receptortätigkeit (nicht die Übertragung in der afferenten Faser (!), da ihre Aktionspotentiale in Amplitude und Dauer über die gesamte Versuchsdauer fast unverändert blieben) nach insgesamt etwa 24 Minuten aus. Bei dieser Reizkonstellation folgte keine weitere Antwort. Trotzdem konnten die MT-Afferenzen später durch kontinuierliche Sinus- oder Rechteckvibrationen und superponierte, schnelle Abkühlungen wieder in Aktion gebracht werden, wie die Abb. 3.3.7 mit Registrierungen verschiedener Reizantworten des In-Situ-Präparates von Abb. 3.3.6 demonstriert. Nach einer Erholungsphase von einigen Minuten war es möglich, die 1:1-Schwelle derselben Einzelfaser für Sinus- und Rechteckstimulation mit Reizintensitäten ähnlicher Größenordnung (in Abb. 3.3.6: Elongation 85 μ m; in Abb. 3.3.7: Elongationen 60 bzw. 65 μ m) bei unveränderter Hauttemperatur (18°C) zu erreichen und darüber hinaus die afferente Aktivität durch überlagerte Kälte- und Wärmesprünge reversibel zu beeinflussen. Die durch Temperatur-

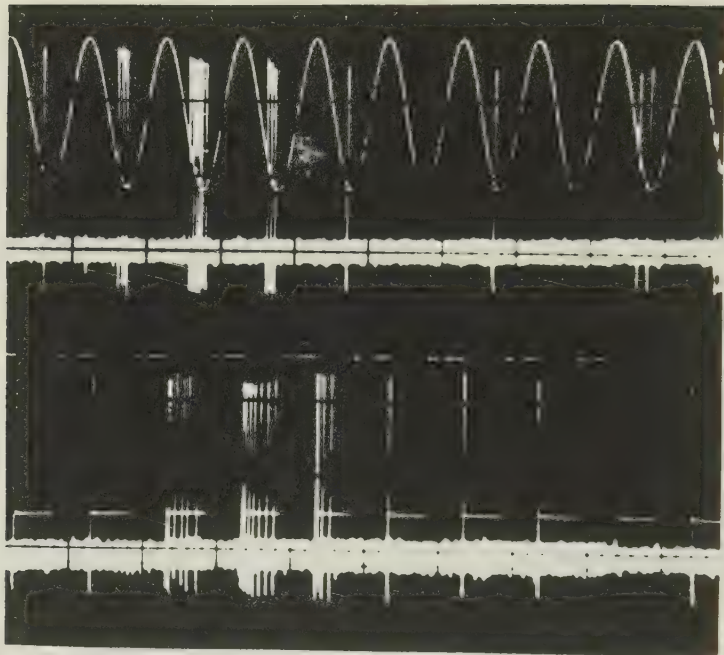


Abb. 3.3.7

Neurale Antwort des Einzelfaser-Präparates von Abb. 3.3.6 bei kontinuierlichen, niederfrequenten Sinus- und Rechteck-Druckreizungen sowie überlagerten Temperaturänderungen.

Zeitbasis: 5 sec/Div.; Nervenimpulsamplitude ca. 0,3 mV, geänderte Abbildungsparameter gegenüber der Abb. 3.3.6.

Oberer Ausschnitt: Sinusvibration (Frequenz 0,2 Hz; Elongation 60, μ m) oberhalb der 1:1-Synchronisationsschwelle bei einer Ausgangstemperatur von 18°C. Nachfolgender Kältesprung auf 12°C (Dauer 15 sec) mit Overshoot-Reaktion und Wärmesprung auf 18°C mit Hemmungsreaktion der neuralen Aktivität.

Unterer Ausschnitt: Rechteckstimulation (Frequenz 0,2 Hz bzw. Impulsdauer 2,5 sec bei einem Tastverhältnis von 1:1; Elongation 65, μ m) oberhalb der 1:1-Schwelle bei 18°C. Kältesprung auf 12°C und Wärmesprung auf 18°C mit neuraler Antwort zum oberen Ausschnitt.

Tab. 3.3.A

Eigenschaften und Kennwerte der unspezifischen, mechano- und thermosensiblen Hautafferenzen der Selachier.

Eigenschaft:	Bemerkungen / Kennwerte:
Zahl der getesteten Einheiten	24 (9 FAC / 15 IO)
Biophysikalische Spezifitätszuordnung	unspezifisch (mechano- und thermosensibel)
Thermischer Reaktionstypus	nur kältesensibel
Spontanaktivität	teilweise vorhanden
Temperaturbereich	von ca. 9 bis 21°C
Temperaturbereich der dynam. Aktivität	von ca. 4 bis über 28°C
Durchschnittl. Temperatur des stat. Aktivitätsmaximums	bei 17,3°C
Durchschnittl. Impulsrate des stat. Aktivitätsmaximums	ca. 25 Imp./sec
Stat. Temperatur-Unterschiedsempfindlichkeit	$\pm 0,1$ bis $\pm 0,6$ Imp./sec°C
Dynam. Temperaturschwelle der spontanaktiven Einheiten	kleiner als $\pm 2^\circ\text{C}$
Dynam. Reaktion auf Temperaturänderungen	schwach
Höchste dynamische Impulsrate	72 Imp./sec
Mechanischer Reaktionstypus	vorwiegend drucksensibel, z.T. auch biphasisch
Sensibilität für Mikrovibration	Prinzip. Verhalten wie bei M-Afferenzen, Synchronisationsfähigkeit im Frequenzbereich von ca. 0,1 bis 100 Hz
Interferenzen, Einflußgrößen auf die mechanische und thermische Sensibilität	Hauttemperatur, mechanische Vibration, stat. Vordruck, Reizzahl bzw. Zeitmuster, (Transformationskennlinie mit Hysteresis)
Obere Grenzfrequenz	abhängig v.d. Hauttemperatur
Temperatur des Minimums der ersten Synchronisationsschwellen	zwischen 15 und 18°C

Änderungen von 18 auf 12°C und umgekehrt bewirkte Steigerung und Minderung der neuralen Entladungsrate entsprach der charakteristischen Reaktion einer kältesensiblen Einheit.

Abschließend wurden die wesentlichen Befunde über Eigenart und Reaktionsvermögen der unspezifischen Hautafferenzen in Form einer Übersicht (Tab. 3.3.A) zusammengefaßt. Im Rückblick bleibt zu vermerken, daß die "MT-Population" eine außerordentlich inhomogene Gruppe darstellte, deren Spektrum vom "fast-spezifischen" Mechanoreceptor (ohne Spontanaktivität, mit schwacher thermischer Reaktion nur nach starken, schnellen Abkühlungen) bis zur "beinahe-thermospezifischen" Kältefaser (mit hoher mechanischer Absolutschwelle) reichte. Bei einer MT-Einheit wurde sogar die Konstellation beobachtet, daß Kältereaktionen auf mittelstarke, schnelle Abkühlungen nur bei gleichzeitig einwirkendem Dauer- oder Wechseldruck auf das Receptorareal auslösbar waren, während im allgemeinen dynamische Reize entweder der einen oder anderen Modalität in physiologischer Stärke zur Triggerung einer afferenten Antwort ausreichten.

3.4 Spezifische Thermoafferenzen

Cutane Facialis- und Infraorbitalis-Afferenzen aus der Perioralregion der Selachier mit spezifischer Thermosensibilität sind relativ selten anzutreffen (Relation M/MT/T = 62/24/21, vgl. Abschnitt 3.1). Die Reaktionsmuster dieser Gruppe wurden bisher nicht untersucht, im Gegensatz zu denjenigen, die mit der neuralen Entladung der Lorenzinischen Ampullen in Zusammenhang stehen (Sand, 1938; Hensel, 1955, 1956, 1975; Hensel und Nier, 1971).

In den Präparaten des N. infraorbitalis fanden sich nur 4 mit Sicherheit von der Haut ausgehende, rein thermisch empfindliche Einheiten, während in den Facialis-Präparaten insgesamt 17 thermospezifische Einzelfasern aufgefunden und mit ihren statischen und dynamischen Eigenschaften vermessen werden konnten. Die Abb. 3.4.1 zeigt Ausschnitte einer Parallelregistrierung der afferenten Impulsmuster von je einer Einzelfaser des N. infraorbitalis und des N. facialis bei konstanten Temperaturen. Beide Einheiten waren im mittleren, biologisch relevanten Temperaturbereich spontanaktiv. Wie aus dem oberen Bildausschnitt ersichtlich, differierten jedoch ihre Aktivitätspegel für bestimmte Adaptationstemperaturen beträchtlich. So belief sich z.B. die absolute Impulsrate in der Infraorbitalis-Faser nach Adaptation an eine Hauttemperatur von 24°C auf 0,1 Imp./sec, während die Impulsrate der Facialis-Einzelfaser zur gleichen Zeit einen Wert von 3,7 Imp./sec aufwies. Bei anderen Temperaturen überwog wiederum deutlich die Aktivität der Infraorbitalis-Afferenz: Eine Hauttemperatur von 6°C führte zum reversiblen Verlöschen der Nervenimpulse in der Facialis-Faser, die Impulsrate der

Abb. 3.4.1

Synchronregistrierung von thermosensiblen Hautafferenzen des N. infraorbitalis (IO, große Aktionspotentiale und des N. facialis (FAC, kleine Aktionspotentiale) bei konstanten Temperaturen.

Oberer Ausschnitt: Überlagerte Spontanentladungen von je einer Einzelfaser des N. infraorbitalis bzw. des N. facialis mit unterschiedlichem Aktivitätsniveau nach Adaptation an die Hauttemperatur von 24°C .

Unterer Ausschnitt: Hauttemperatur 6°C , Spontanaktivität nur in der Infraorbitalis-Faser.

Nervenimpulsamplituden ca. $65\,\mu\text{V}$ (FAC) bzw. $90\,\mu\text{V}$ (IO), Zeitbasis 1 sec/Nulllinienintervall.

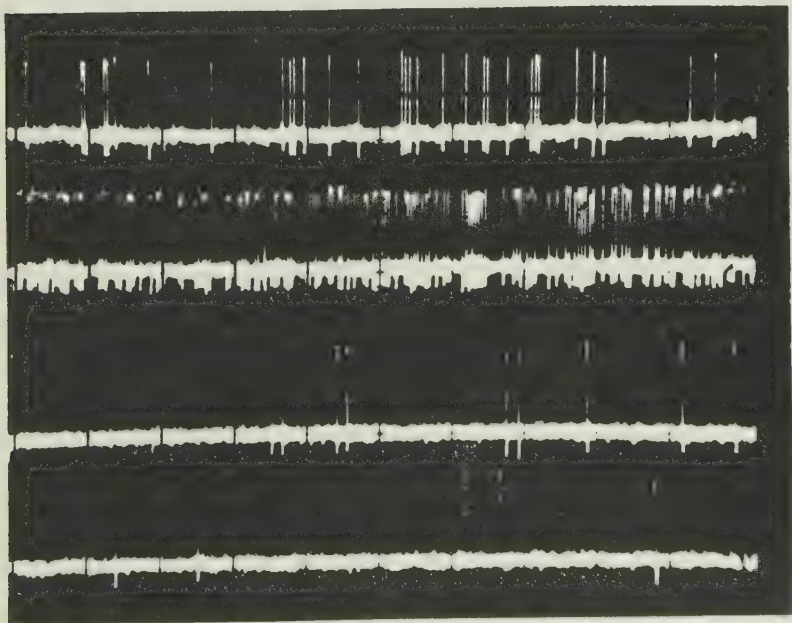
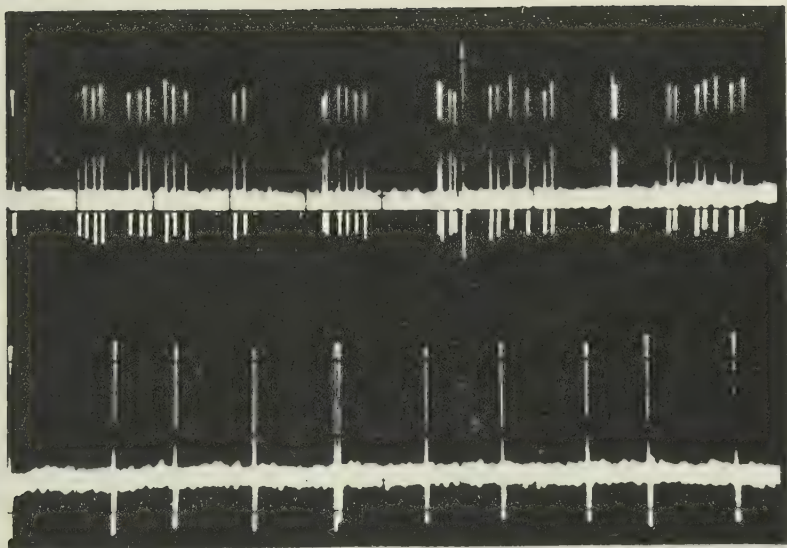
Abb. 3.4.2

Stationäre Entladungen einer thermospezifischen Einzelfaser des N. facialis bei verschiedenen Hauttemperaturen.

Receptionsfeld der cutanen Afferenz im Bereich der mandibularen Perioralregion.

Registriererausschnitte nach Adaptation an die Temperaturen 24, 18, 12 und 6°C (von oben nach unten).

Nervenimpulsamplituden ca. $55\,\mu\text{V}$, Zeitbasis 1 sec/Nulllinienintervall.



Infraorbitalis-Einheit stieg unterdessen auf 1 Imp./sec an. Ähnlich große Abweichungen des Aktivitätsniveaus fanden sich ebenfalls bei verschiedenen Einheiten desselben (Gesamt-)Nerven, wie Gegenüberstellungen entsprechender Meßwerte innerhalb der jeweiligen Faserpopulation gezeigt haben.

Die quantitativen Daten über die stationäre Transformationscharakteristik dieser Präparate wurden in der Regel nach einem Spezifitätstest durch unmittelbare Auswertung der aufgezeichneten Impulsmuster am Speicherozillographen erhoben. Die Abb. 3.4.2 zeigt ein solches Registrierbeispiel mit vier afferenten Impulsmustern einer Facialis-Einzelfaser nach Adaptation an verschiedene konstante Temperaturen. Die einzelnen Szenen lassen deutliche Unterschiede der absoluten Impulsrate in Abhängigkeit von der Hauttemperatur sowie ein Aktivitätsmaximum im mittleren Temperaturbereich - hier bei 18°C - erkennen. Die Ausprägung nur eines Maximums und die Verminderung der Entladungsrate bei höheren wie auch bei niedrigeren Hauttemperaturen wurde bei allen thermospezifischen Nervenfasern beobachtet. Ferner wurde bei manchen Einheiten eine relativ große Unregelmäßigkeit der Spontanaktivität festgestellt, für die einerseits größere Unterschiede in der Dauer der aufeinander folgenden Interspike-Intervalle, andererseits mehrfaches, aber temporäres Auftreten von Salvenentladungen kennzeichnend war.

Einige dynamische Reaktionen von thermosensiblen Afferenzen der beschriebenen Art sind in den Abbildungen 3.4.3a und 3b zusammengestellt. Reversible Hemmung bzw. Beschleunigung der neuralen Entladung nach Erwärmung bzw. Abkühlung des zugeordneten Hautareales wiesen die vorliegenden Impulsmuster als typische Ant-

worten eines Kältereceptors auf positive oder negative Temperaturänderungen aus. Sämtliche näher untersuchten, thermospezifischen Afferenzen erfüllten die im Abschnitt 3.1 dargelegten qualitativen und quantitativen biophysikalischen Charakteristika der Thermoreceptoren - jedoch ausschließlich im Sinne der Kältesensibilität.

Ein Vergleich der Antworten gleichstarker Kältereize mit Abkühlungen um jeweils -6°C (beispielsweise in den Abbildungen 3.4.3a und 3b) ergab zunächst, daß die dynamische Komponente der Temperatur-Unterschiedsempfindlichkeit offenbar wesentlich von den Adaptationsverhältnissen bzw. von der Ausgangstemperatur der Sprünge (im vorliegenden Falle 18, 12 und 6°C) abhängt. Wurde nach jeweils vorangegangener thermischer Adaptation ein Prüfreiz konstanter Stärke, z.B. als negativer Temperatursprung, über die gesamte Skala des interessierenden Temperaturbereiches (6 bis 30°C) angewendet, so durchlief auch der resultierende Overshoot nach Amplitude und Dauer wiederum bei mittleren Temperaturen, also ca. zwischen 15 und 24°C , ein Maximum. Bei Veränderung der Ausgangstemperatur in Richtung auf die unteren oder die oberen Grenzwerte nahm der Overshoot schnell ab. Entsprechende Reaktionen waren, vice versa, bei positiven Temperaturreizen zu beobachten. Allerdings konnte in diesen Fällen zuweilen nur die Dauer der Hemmung, nicht aber ihre Amplitude (als kurzzeitige Abnahme der Impulsrate) Hinweis auf die Intensität der Receptorantwort geben. Die volle "Undershoot"-Amplitude war häufig nach völligem Ausfall der neuronalen Aktionspotentiale nicht mehr unmittelbar zu erfassen.

Bei der Auswertung von afferenten Reaktionen einzelner Einheiten

Abb. 3.4.3a

Dynamische Reaktion einer kältesensiblen Hautafferenz des N. facialis bei kurzdauernden, positiven und negativen Temperatursprüngen ausgehend von derselben Adaptationstemperatur.

Oberer Ausschnitt: Temporäre Hemmung der neuralen Aktivität nach Wärmereiz, Temperatursprung von 18 auf 24°C und zurück auf 18°C.

Unterer Ausschnitt: Overshoot der Aktivität nach Kältereiz, Temperatursprung von 18 auf 12°C und zurück auf 18°C. Parallelregistrierungen der Nervenaktivität und der Hauttemperatur, Nervenimpulsamplitude ca. 45 μ V, Zeitbasis 1 sec/Nulllinienintervall.

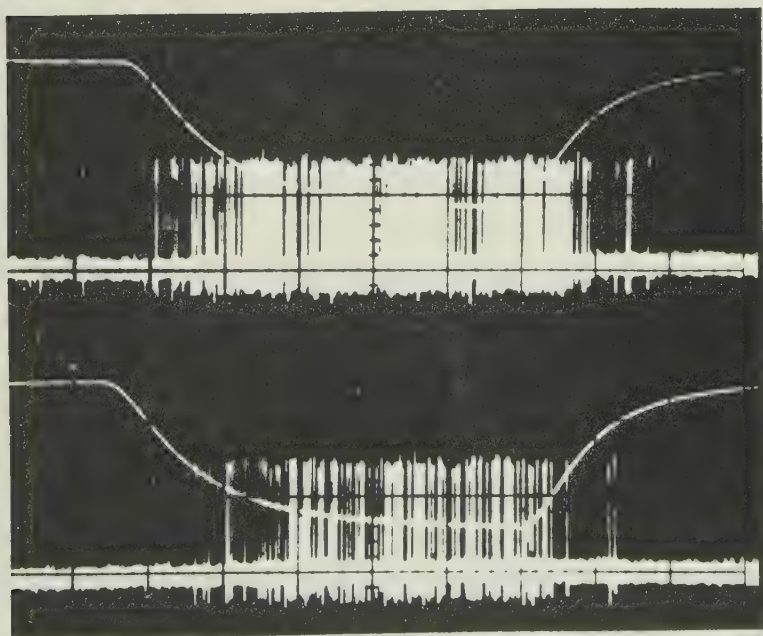
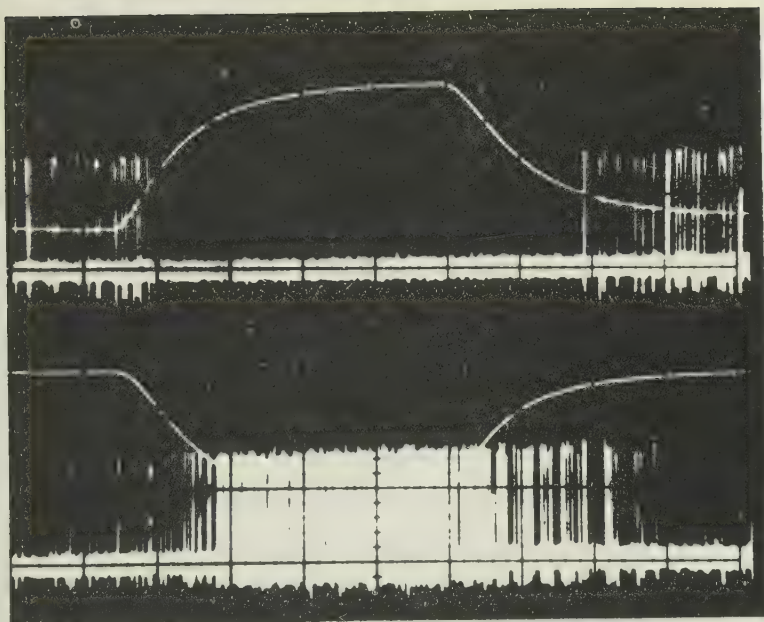
Abb. 3.4.3b

Dynamische Reaktion derselben Einheit (wie oben) auf Kältereize ausgehend von verschiedenen Adaptationstemperaturen.

Oberer Ausschnitt: Temporäre Acceleration der neuralen Entladung nach Kältereiz, Temperatursprung von 12 auf 6°C und zurück auf 12°C.

Unterer Ausschnitt: Overshoot der Aktivität nach Kältereiz, Temperatursprung von 6 auf 0°C und zurück auf 6°C.

Parameter der Registrierung wie in Abb. 3.4.3a.



nach Variation des cutanen Reizortes wurde ferner festgestellt, daß der räumliche Gradient der Temperatur (bestimmt durch die Applikationsrichtung der Thermode oder einer kalten bzw. warmen Metallspitze z.B. von der Oberfläche oder Unterseite des Hautpräparates her) keinen Einfluß auf die statische oder dynamische Aktivität besitzt.

Der Einfluß der Reiz- oder Temperatur-Änderungsgeschwindigkeit auf die Receptorantwort wurde ebenfalls untersucht: Nach langsameren positiven und negativen Temperaturänderungen erfolgte eine geringere und langsamer anklingende Reaktion. Steigerungen der Änderungsgeschwindigkeit des Reizes ergaben andererseits eine Verstärkung und Beschleunigung der Unter- bzw. Overshoots der thermosensiblen Einheiten. Prinzipielle Unterschiede im Verhalten der Faserpopulationen des N. infraorbitalis und des N. facialis bestanden nicht.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß bei konstantem Reizort an der Hautoberfläche die afferente Reaktion der thermospezifischen Einheiten abhängt

1. von der Ausgangstemperatur,
2. von der Amplitude des Temperaturhubes sowie
3. von der Steilheit des Temperatursprunges.

Die beiden letztgenannten Größen bestimmen wesentlich die am Receptor wirksame Änderungsgeschwindigkeit der Temperatur.

Zur Überprüfung der dynamischen Schwellenempfindlichkeit der thermospezifischen Hautafferenzen wurde schließlich die Temperaturdifferenz bei schneller Abkühlung bzw. Erwärmung (Zeitkonst. $\tau = 1$ sec) vermindert. Im Intervall ihrer höchsten

sensibilität für Temperaturänderungen, d.h. im mittleren Temperaturbereich, sprachen beide Fasergruppen noch auf Abkühlungen von $-0,4^{\circ}\text{C}$ mit deutlichen Steigerungen der Impulsrate an. Bei entsprechend schnellen Erwärmungen erschien ihre Schwelle leicht erhöht. Immerhin reagierten sie aber auf Temperaturerhöhungen unter 1°C mit einer kurzzeitigen, geringfügigen Hemmung ihrer afferenten Entladungen. Im oberen und unteren Grenzbereich der statischen Aktivität war die dynamische Empfindlichkeitsschwelle in beiden Änderungsrichtungen wesentlich höher und betrug bei einzelnen Fasern mehr als 3°C .

Die receptiven Felder der thermospezifischen Einheiten waren im Gegensatz zu denselben der Mechanorezeptoren sehr klein. In der Perioralregion wurden für derartige Areale Ausmaße von jeweils nur einigen Quadratmillimetern festgestellt. Das durchschnittliche Receptorareal einer Einzelfaser im Bereich der Mandibularfalte betrug ca. 4 mm^2 .

Unter Berücksichtigung der statischen Meßwerte wurden schließlich die Temperatur-Aktivitäts-Charakteristiken für beide Faserpopulationen berechnet (Abb. 3.4.4). Sowohl die integrierte Kennlinie der thermospezifischen Facialis-Einheiten wie die individuellen Temperaturkurven der Infraorbitalis-Afferenzen besitzen je ein Maximum, dessen Abszissenlage allerdings um etwa 5°C differiert: Während die vier getesteten Infraorbitalis-Einheiten für Adaptationstemperaturen von $14,5^{\circ}\text{C}$ ihre größte Entladungsrate erreichen, liegt das ausgeprägte Maximum der Facialis-Gruppe erst bei $19,5^{\circ}\text{C}$. Aus den Kennlinien ist ferner ersichtlich, daß das Temperaturintervall der Spontanaktivität beider Populationen einerseits Temperaturen von ca. 3°C , anderer-

Abb. 3.4.4

Statische Temperaturcharakteristik von 21 thermospezifischen Afferenzen der Selachierhaut.

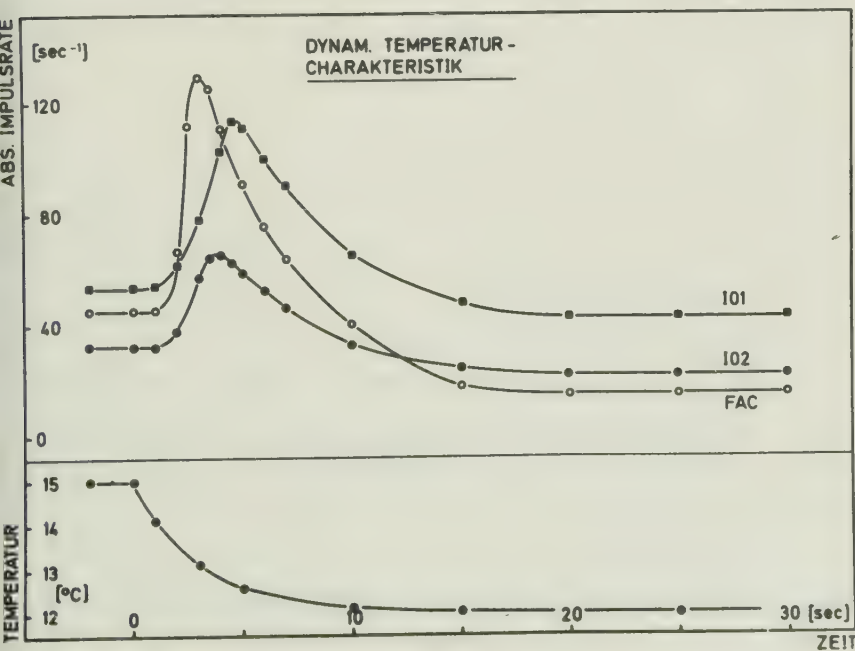
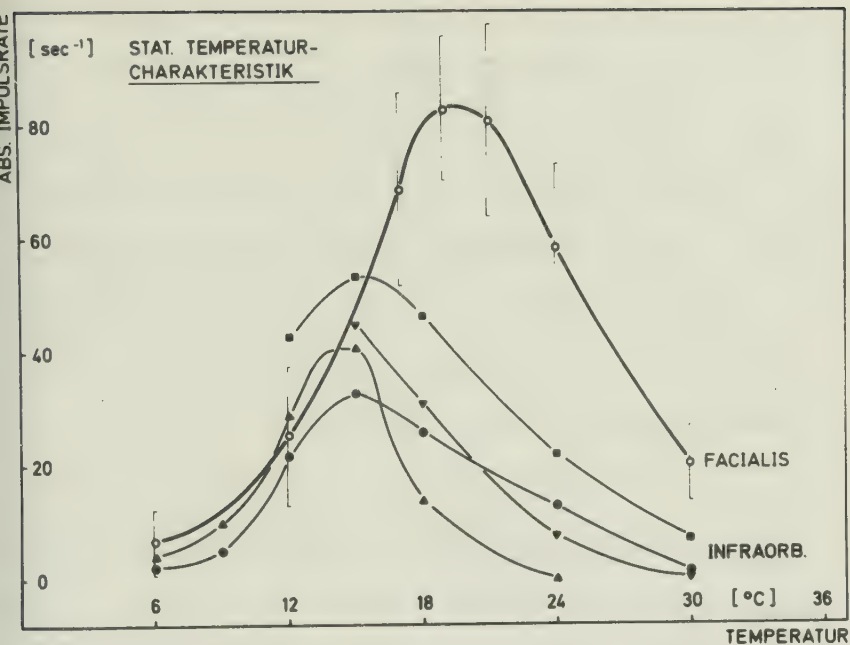
Integrierte Temperaturkennlinie sowie Mittelwerte und Standardabweichung der absoluten Impulsrate von 17 Einzelfasern des N. facialis (FACIALIS, stark ausgezogene Kurve).

Individuelle Temperaturkennlinien mit Mittelwerten der absoluten Impulsrate (je zwei unabhängige Messungen) von vier Einzelfasern des N. infraorbitalis (INFRAORB., fein ausgezogene Kurven).

Abb. 3.4.5

Dynamische Temperaturcharakteristik von kältesensiblen T-Einzelfasern des N. infraorbitalis (2 Fasern: IO1 und IO2) und des N. facialis (1 Faser: FAC) sowie Zeitverlauf des Temperaturreizes an der Hautoberfläche.

Mittelwerte der absoluten Impulsrate der drei Einheiten (je zwei unabhängige Messungen) bei variabler Integrationszeit (zwischen 0,5 und 5 sec) für die Dauer von 30 sec nach Reizbeginn.



seits aber auch noch Werte von ca. 32°C umfaßt. Hinsichtlich der relativ hohen Standardabweichung der absoluten Impulsraten im mittleren Temperaturintervall der Facialis-Kennlinie ist zu bemerken, daß die Aktivitätsmaxima der einzelnen Afferenzen starke Unterschiede nicht nur in der Impulsrate (Ordinate), sondern auch in der Temperaturkoordinate (Abszisse) aufwiesen (Lage der Maxima zwischen $11,8$ und $28,5^{\circ}\text{C}$). Durch Überlagerung der teils noch ansteigenden und teils schon abfallenden Flanken dieser Einzelkurven bei diskreten Temperaturen um 20°C ergaben sich höhere Streuungen als bei den relativ flachen Kurvenabschnitten im oberen und unteren Temperaturbereich. Aus den Meßkurven folgt ferner eine bemerkenswerte Differenz der erreichten Maximalamplituden der Impulsrate: Die Facialis-Einheiten zeigten im Aktivitätsmaximum, aber auch im mittleren und oberen Temperaturbereich, wesentlich höhere Impulsraten als die vergleichbaren Infraorbitalis-Fasern. So unterscheiden sich ihre maximalen Impulsraten immerhin im Durchschnitt um fast 100 %.

Durch Auswertung dieser statischen Kennlinien lassen sich unmittelbar folgende wichtige Kennwerte der thermischen Sensibilität ermitteln: Die statische Komponente der Temperatur-Unterschiedsempfindlichkeit, definiert durch den Differentialquotienten $dv(\dot{V})/d\dot{V}$ und angegeben in der Einheit $(\text{sec}^{\circ}\text{C})^{-1}$, kann approximativ durch Anlegen der Tangente an einen Kurvenabschnitt bzw. durch Berechnung der Steigung für bestimmte Arbeitspunkte gewonnen werden. Sie ist im vorliegenden Falle ebenfalls eine Funktion der Temperatur. Im gesamten unteren Temperaturbereich fällt diese Kenngröße positiv aus, um im Fußpunkt der Aktivitätsmaxima gleich Null und im oberen Temperaturbereich schließ-

nach negativ zu werden. Bei der integrierten Kennlinie der Facialis-Einheiten, die eine gewisse Spiegelsymmetrie in Bezug auf die Ordinate des Aktivitätsmaximums besitzt, ergibt sich somit ein etwa punktsymmetrischer Kurvenverlauf für die statische Komponente der thermischen Differentialempfindlichkeit. Aufgrund der höchsten Kurvensteilheit dürfte das positive Maximum dieses Koeffizienten bei Temperaturen um 16°C liegen und Werte von ca. $+10 \text{ Imp./sec}^{\circ}\text{C}$ erreichen. Im oberen und unteren Temperaturintervall nimmt die Kenngröße im Mittel negative bzw. positive Werte zwischen 6 und $9 \text{ Imp./sec}^{\circ}\text{C}$ an. In der Größe werden entsprechende Werte von den Infraorbitalisferenzen nicht ganz erreicht, wie ein Vergleich der Facialisgesamtkenmlinie mit den vier individuellen Kurven anschaulich zeigt. Da nach der Lage des Impulsratenmaximums der Nulldurchgang der statischen Differentialempfindlichkeit für die letztgenannte jedoch schon bei niedrigeren Temperaturen (um $14,5^{\circ}\text{C}$) erfolgt, bieten die stationären Infraorbitalis-Impulsmuster in der Umgebung ebendieser Temperatur keine Möglichkeit zur Unterscheidung konstanter Temperaturen. Wegen der prinzipiellen Übereinstimmung der Receptorantworten und der Transformationskenmlinien beider Faserpopulationen, ergeben sich oberhalb und unterhalb der Temperatur des Aktivitätsmaximums zwar ähnliche, durchschnittlich für die Infraorbitalis-Gruppe jedoch niedrigere Werte als statische Komponente der thermischen Differentialempfindlichkeit: Im Bereich der positiven Steigungen $+5,9 \text{ Imp./sec}^{\circ}\text{C}$ und im Bereich der negativen Steigungen $-3,6 \text{ Imp./sec}^{\circ}\text{C}$.

Wie die statischen Koeffizienten der beiden Fasergruppen, so ergeben sich nach der Applikation definierter Temperatursprünge auch

die unterschiedlichen Intensitäten ihrer dynamischen Receptorantworten auf. In Abb. 3.4.5 wurde die dynamische Temperaturreaktion einer typischen Facialis-Faser (FAC.) denjenigen von zwei Infraorbitalis-Einheiten (IO1 und IO2) mit demselben negativen Testreiz gegenübergestellt. Ausgehend von verschiedenen Adaptationstemperaturen, bewirkten die in der Temperaturdifferenz und -zeitkonstante gleichbleibenden Standardreize ($-\Delta T = 3^{\circ}\text{C}$ und $\tau = 3 \text{ sec}$) innerhalb des Testbereiches von 6 bis 30°C bei den Infraorbitalis-Fasern stets eine geringere dynamische Reaktion als bei der Facialis-Vergleichsgruppe. Zudem hatten die Overshoot-Antworten der Infraorbitalis-Fasern meist längere Latenzen (bezogen auf die Verzögerung der Spitze des Overshoots gegenüber dem Reizbeginn) und besaßen höhere Adaptationszeitkonstanten bzw. langsamere Adaptationszeitverläufe. Unter der Voraussetzung einer hinreichend schnellen Abkühlung der Haut ergaben sich in beiden Faserpopulationen aber Overshoot-Reaktionen selbst für diejenigen Temperaturen des oberen und unteren Grenzbereiches bei denen die Spontanaktivität bereits erloschen war (statische Temperaturdifferenzierung nicht mehr möglich). Über das gesamte Testintervall der Temperatur nahm die dynamische Komponente der thermischen Unterschiedsempfindlichkeit beider Fasergruppen ausschließlich negative Werte an. Abgesehen von dem Maximum dieses Koeffizienten, welcher im mittleren Temperaturintervall Spitzenwerte von $-34,5 \text{ Imp./sec}^{\circ}\text{C}$ (Facialis-Maximum) bzw. von $-23,8 \text{ Imp./sec}^{\circ}\text{C}$ (Infraorbitalis-Maximum) erreichte, lagen die Durchschnittswerte nach Mittelung über den gesamten Aktivitätsbereich der thermospezifischen Einheiten bei $-15,5 \text{ Imp./sec}^{\circ}\text{C}$ (Facialis-Mittel) bzw. bei $-8,3 \text{ Imp./sec}^{\circ}\text{C}$ (Infraorbitalis-Mittel).

Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß vom N. infraorbitalis nur wenige thermospezifische Afferenzen gewonnen und ausgemessen werden konnten und eine abschließende Aussage daher problematisch erscheinen muß, wurde in der nachfolgenden Tabelle (Tab. 3.4.A) der Versuch unternommen, die wichtigsten Eigenschaften und Kennwerte dieser Afferenzen zu einem Vergleich zusammenzustellen.

Zur Komposition des Impulsmusters wurde bei den thermospezifischen Hautafferenzen folgender Befund erhoben: Sowohl salvenartige Sequenzen als auch relativ stetige, regelmäßige Folgen von Einzelentladungen wurden registriert, wobei in beiden Hirnnerven der eine wie der andere Entladungstypus sowie entsprechende Zwischenformen anzutreffen waren. Unter statischen Verhältnissen, aber auch im dynamischen Funktionszustand waren Salvenmuster zu beobachten - besonders häufig im höheren Temperaturbereich (Temperaturen über 12°C , vgl. Abb. 3.4.1, oberer Registrierausschnitt).

Interspike-Histogramme nach Bures, Petran und Zachar (1967) zeigen den Grad der Regelmäßigkeit von Impulstriggerung und Gruppenbildung sehr deutlich, beispielsweise durch Symmetrie, Schiefe und Schlankheit der Spikeverteilungen nach Überlagerung einer größeren Zahl von Spike-Intervallen sowie durch die Gipfelhäufigkeit dieser Verteilung. Histogramme der registrierten Salvenafferenzen waren generell zwei- oder mehrgipflig, während bei den regelmäßigen Entladungsmustern mit Einzelimpulsen sich dieselben stets eingipflig ausprägten. Das Interspike-Histogramm der thermospezifischen Einzelfaser in der Abb. 3.4.6 zeigt die typische Konfiguration einer solchen eingipfligen

Tab. 3.4.A

Eigenschaften und Kennwerte der thermospezifischen Hautafferenzen des N. infraorbitalis (IO) und des N. facialis (FAC).

Eigenschaft / Kennwert:	IO	FAC	Einheit:
Zahl der getesteten Einzelfasern	4	17	
Thermischer Reaktionstypus	kältesensibel		
Temperaturbereich der statischen Aktivität	von ca. 3 bis 32		°C
Temperatur des statischen Aktivitätsmaximums	14,5	19,5	°C
Impulsrate des Aktivitätsmaximums	42,7	82,8	Imp./sec
Höchste statische Impulsrate	53,6	107	Imp./sec
Mittlere statische Unterschiedsempfindlichkeit			
(im positiven Bereich)	+5,9	+8,6	Imp./sec°C
(im negativen Bereich)	-3,6	-6,7	Imp./sec°C
Höchste statische Unterschiedsempfindlichkeit (absolut)	9	12,2	Imp./sec°C
Temperaturbereich der dynamischen Aktivität			
(bei Standardreizen)	von unter 1 bis über 36		°C
Dynamische Temperaturschwelle im mittleren Temperaturbereich			
(bei Abkühlung)	ca. -0,4		°C
(bei Erwärmung)	kleiner als +1		°C
Höchste dynamische Impulsrate	138	174	Imp./sec
Mittlere dynamische Unterschiedsempfindlichkeit	-8,3	-15,5	Imp./sec°C
Höchste dynamische Unterschiedsempfindlichkeit	-23,8	-34,5	Imp./sec°C

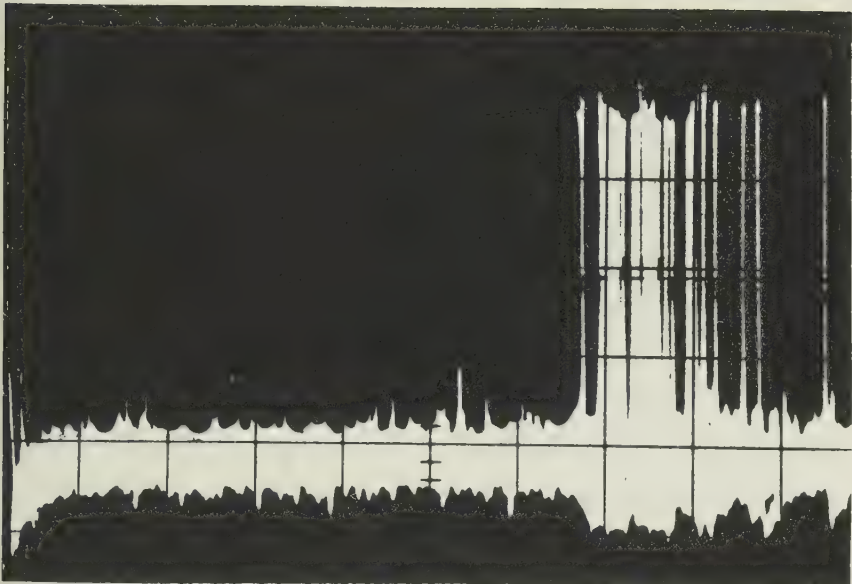


Abb. 3.4.6

Eingipfliges Interspike-Histogramm des neuralen Entladungsmusters einer thermosensiblen Einzelfaser des N. facialis. Überlagerung von 20 Interspike-Intervallen zur Demonstration der Regelmäßigkeit und anderer Impulsmuster-Bewertungsfaktoren bei konstanter Hauttemperatur (12°C). Impulsamplituden ca. $35\mu\text{V}$, Zeitbasis 100 msec/Nulllinienintervall.

Spikeverteilung. Die Schwankungsbreite der über einen längeren Testzeitraum auftretenden Impulsintervalle ist korreliert mit der Breite dieser Verteilung. Nach Überlagerung von 20 Spike-Intervallen erkennt man einen Spike-Dichtegipfel bei ca. 725 msec (Nullpunkt der Zeitmessung durch den jeweiligen Trigger-Nervenimpuls am linken Bildrand gekennzeichnet), was einer mittleren Impulsrate von 1,38 Imp./sec entspricht. Die Verteilung ist in diesem Falle leicht asymmetrisch und besitzt eine Breite von ca. 275 msec entsprechend dem maximalen Schwankungsintervall der Einzelimpuls-Abstände. Der Grad der Regelmäßigkeit der Impulsmuster, beispielsweise in Bezug auf seine Intervallkomposition, konnte demnach (aus der Relation beider Größen) mit 2,6 angegeben werden. Im allgemeinen variierte dieser Faktor bei den getesteten spontanaktiven Einzelfasern je nach der Adaptationstemperatur und dem temperaturabhängigen Impulsmuster (bzw. seiner Gleichförmigkeit, Gruppenprägung u.s. f.) unterschiedlich stark. Eine genauere, quantifizierende Untersuchung der Zusammenhänge und Parameter des "Bursting-Phänomens" (z.B. Hensel und Zottermann, 1951; Dodt, 1953; Iggo, 1969; Hensel und Wurster, 1970) steht noch aus und soll in einem separaten Programm erarbeitet werden.

3.5 Synopsis der biophysikalischen Reiz- und Einflußfaktoren

Die beschriebenen drei Afferenzengruppen der Hautrezeptoren in Scyllium wurden bei ihrer Reiztransformation zunächst durch den "eigentlichen Reiz", aber auch durch verschiedene biophysikalische "Randbedingungen" beeinflusst. Unter physiologischen Verhältnissen kam es stets zur gleichzeitigen Einwirkung mehrerer Faktoren auf die Receptorzelle. Diese Faktoren konnten sowohl bei adäquaten Reizen (im Sinne der biophysikalischen Spezifität) mit der Konsequenz afferenter Entladungsmuster bestehen; sie konnten andererseits einige, unter gewissen Konstellationen (je nach Amplitude, Angriffsort u.ä.) wirksame Einflußgrößen darstellen, die diese neurale Aktivität lediglich modifizierten.

Als die beiden, nach ihrer Auswirkung wichtigsten Reiz- und Einflußfaktoren mußten, wie in der Einleitung begründet, das zeitlich und räumlich sich ändernde Temperaturfeld sowie der in der Regel wechselnde Haut- oder Gewebedruck (durch hydrostatische Vorlast, Strömungsdruck, Hautberührung und Gewebedeformation bei Körperbewegung) in der Umgebung der Receptorzelle angesehen werden. Thermische oder mechanische Reizung ohne Überlagerung seitens der jeweils anderen Größe waren - auch bei den spezifischen Mechano- oder Thermorezeptoren - weder unter natürlichen Gegebenheiten noch im In-Vitro- oder In-Situ-Experiment realisiert. So trat bei allen Messungen der afferenten Receptorantwort eine mehr oder weniger starke, wechselseitige Interferenz der entsprechenden Wirkungen auf.

Für die Temperatur wurde beispielsweise festgestellt, daß sie sich bei den T- und MT-Rezeptoren (gemäß der Definition dieser

Abb. 3.5.1

Refraktärverhalten eines dünnen Filamentes aus dem N. infra-orbitalis von Scyllium.

Überlagerte Registrierungen von der Verminderung des Zeitintervalles zwischen zwei elektrischen Triggerimpulsen (0,5V/0,5msec, untere Spur) und der Reaktion der näher zusammenrückenden Aktionspotentiale (obere Spur) bei 15°C.

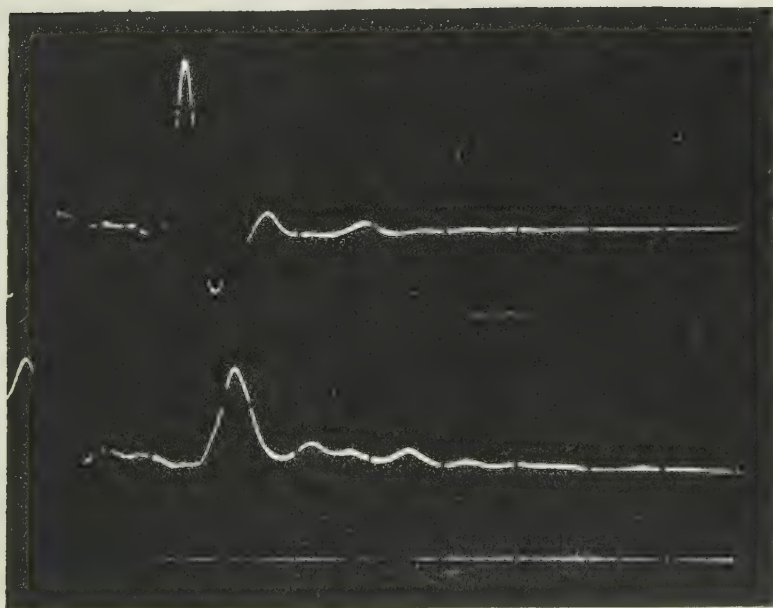
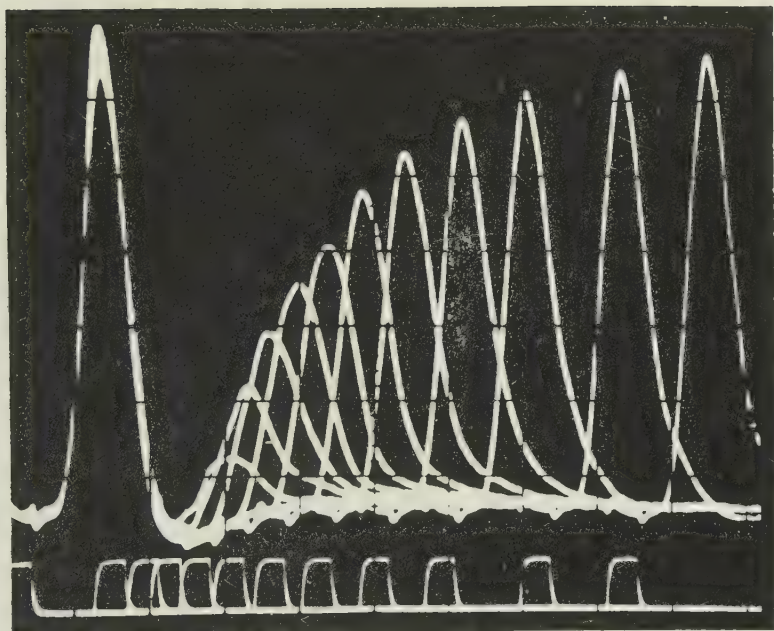
Zeitmaßstab 1 msec/Nulllinienintervall: absolute Refraktärzeit ca. 1 msec, relative Refraktärzeit über 8 msec.

Abb. 3.5.2

Registrierbeispiel von extern getriggerten Aktionspotentialen zur Bestimmung der Nerven-Leitungsgeschwindigkeit.

Reiznahe (oben) und reizferne Ableitung (unten) des gesamten Aktionspotentiales von einem dünnen Infraorbitalis-Nervenpräparat bei 15°C.

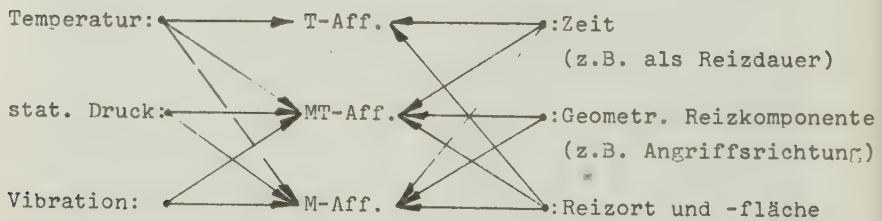
Distanz der Elektroden 19,5 mm, Laufzeitdifferenz (bezogen auf den ersten Gipfel) 1,4 msec: Nerven-Leitungsgeschwindigkeit ca. 14 msec.



Receptorpopulationen) direkt als Reizgröße auswirkte, insbesondere durch deren dynamische Reaktionen nach Temperaturänderungen, daß sie aber selbst bei spezifischen (!) Mechanorezeptoren generell als Absoluttemperatur sowie in einigen Fällen sogar in Form ihres zeitlichen Differentialquotienten sämtliche Vibrationsschwellen und die Maximalaktivität (z.B. bei Druck-Vorlasten) positiv oder negativ beeinflusste. Obwohl die MT-Rezeptoren in bestimmten Temperaturintervallen ohne Spontanentladung nicht auf Dauerdruck ansprachen, konnte nach Einstellung einer günstigen Hauttemperatur nahe dem Temperaturoptimum der Mechanotransformation der unspezifischen Einheiten eine entsprechende Reaktionsweise (druckabhängiges Niveau der Spontanaktivität) beobachtet werden.

Tab. 3.5.A

WICHTIGE REIZ- UND EINFLUßFAKTOREN in ihrer Wirkung auf die cutanen Afferenzen.



Bei allen Interferenzen dieser Art wurde in physiologischen Intensitäts-, Zeit- und Frequenzbereichen jedoch keine lineare, neurale Abbildung der Kombination verschiedener Reiz- und Einflußfaktoren erzielt. Den Ergebnissen entsprechend lag der

superposition eher eine vektorielle Summation der einzelnen Wirkungen zugrunde. Die Beziehungen zwischen den drei Afferenzen-
gruppen und den wichtigsten Reiz- und/oder Einflußfaktoren konn-
en im Schema folgendermaßen dargestellt werden, um die wechselseitige Bedingtheit ihrer Wirkungen zu veranschaulichen (Tab. 3.5.A).

Die Temperatur hatte, wie generell bei poikilothermen Organismen, weitere, mehr indirekte Wirkungen auf sämtliche Hautafferenzen dadurch, daß sie wesentlich deren Nervenimpulsform (in Amplitude und Dauer) sowie verschiedene physiologische Daten der Nerven-
übertragungsstrecke, Refraktärzeiten, Leitungsgeschwindigkeit etc., (vgl. dazu die Abb. 3.5.1 und 3.5.2) bestimmte. Durchschnittliche Werte dieser Kenngrößen (von je 5 Einzelmessungen an dünnen Filamenten beider Hirnnerven) in Abhängigkeit von der Hauttemperatur sind aus der nachfolgenden Tabelle zu ersehen (Tab. 3.5.B).

Tab. 3.5.B

PHYSIOLOGISCHE KENNWERTE DER AFFERENTEN NERVEN in Abhängigkeit von der Hauttemperatur.

Z.T. abgerundete Durchschnittswerte von je 5 Einzelmessungen).

Hauttemperatur (°C)	10	20	30
Leitungsgeschwindigkeit (m/sec)	13	22	29
Absol. Refraktärzeit (msec)	2,5	1,2	0,8
Relat. Refraktärzeit (msec)	14	8	5
Membranbase (mV)	26	19	24
Chronaxie (msec)	0,4	0,4	0,3

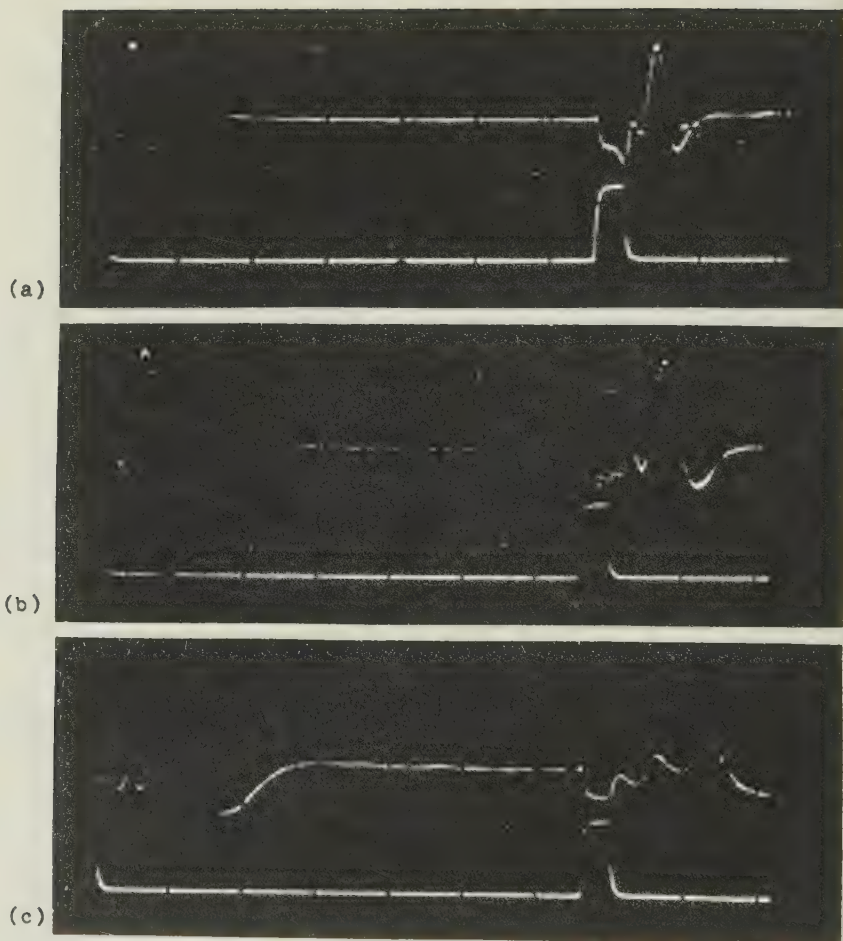


Abb. 3.5.3

Temperatureinfluß auf die Konfiguration der Aktionspotentiale und auf die Refraktärzeit der afferenten Leitungsstrecke eines dünnen Filamentes des N. facialis.

Nervenimpulsform, Reiz-Antwort-Latenz sowie relative Refraktärzeit des Präparates bei 30° (a), 20° (b) und 10°C (c). Bei 20°C wird die relative Refraktärzeit (mit 7 msec) eben erreicht, bei 10°C wird diese erheblich unterschritten.

Elektrische Triggerimpulse (0,5V/0,5msec) mit einer zeitlichen Distanz von 7 msec.

rch die bei niedrigen Temperaturen stark erhöhte absolute und relative Refraktärzeit sowie durch die Verbreiterung der Aktionspotentiale (Abb. 3.5.3) ergaben sich deutliche Einschränkungen der oberen Grenzfrequenz bei der neuronalen Übertragung. Die afferenten Impulsmuster von mechanosensiblen Einzelfasern beider Nnervn zeigten stets Temperatureinflüsse auf die maximal zu erreichende Impulsrate. In der Abb. 3.5.4a,b sind als Beispiel die neuralen Antworten auf kontinuierliche Sinusreize nach Adaptation an zwei unterschiedliche Hauttemperaturen dargestellt. Während bei 18°C die stationäre Aktivität einen Wert von ca. 100 p./sec erreichte und diesen über einige Minuten behielt, konnte bei 12°C unter sonst konstanten Reizbedingungen nur 40 % dieses Aktivitätsniveaus eingestellt werden.

Die Temperaturabhängigkeit der Latenz wurde bei den afferenten Aktionen ebenfalls festgestellt (unmittelbar ersichtlich nach Rechteckstimulation). Die Abb. 3.5.4c,d soll den thermisch bedingten Latenzunterschied an zwei Reizantworten einer unspezifischen Einzelfaser aus dem N. facialis demonstrieren, welche bei 18°C für die angegebene Reizintensität eine konstante Latenz von etwa 20 msec besaß, bei 12°C dagegen ihre verzögerte Reaktion erst nach ca. 42 msec zeigte. Latenzen dieser Größe konnten nach sorgfältiger Berechnung allerdings nicht allein mit temperaturbedingten Differenzen der Impulsüberleitungszeit im afferenten Nuron begründet sein. Für die starke Zunahme der Verzögerung bei niedriger Temperatur kommen offenbar zusätzliche Impedanzänderungen des Hautgewebes in Betracht, die den Reiztransport (Lacoidschuppe/Hautgewebe/Rezeptorzelle) durch entsprechenden Anteil an der Latenzzunahme und Schwellenerhöhung verzögerten und erschwerten.

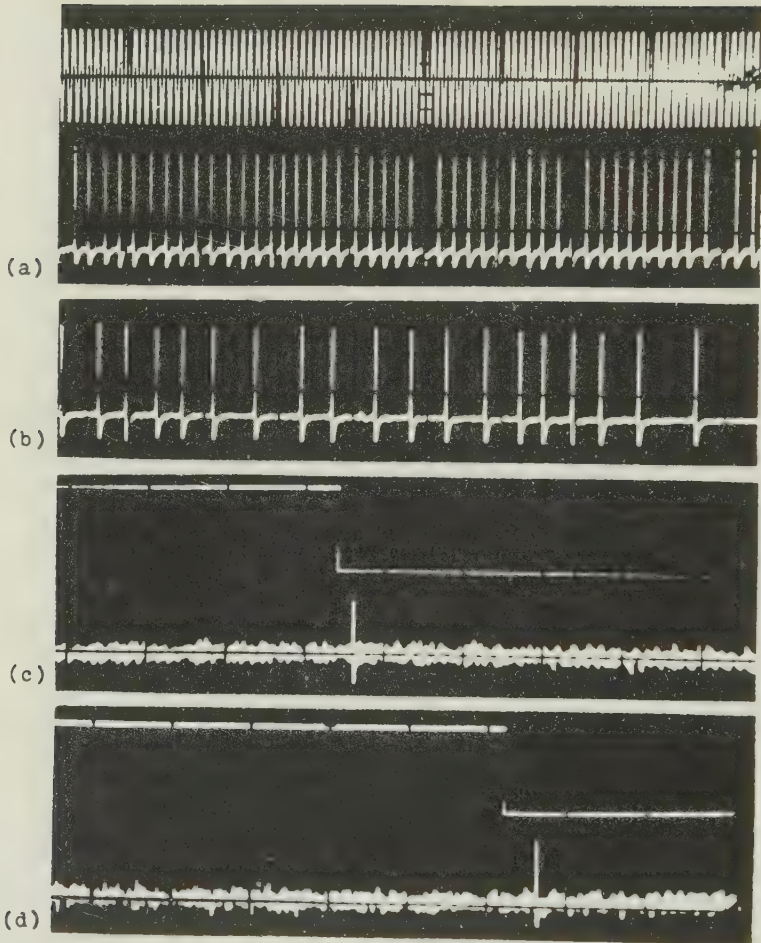


Abb. 3.5.4

Afferente Impulsmuster von mechanosensiblen Einzelfasern des N. infraorbitalis (a,b) und des N. facialis (c,d) bei verschiedenen Hauttemperaturen und Zeitfunktionen des mechanischen Reizes.

Ausschnitte a,b: Sinusvibration (200Hz/385,um) bei 18°C (a) und 12°C (b) mit Einstellung der maximalen Impulsrate.

Ausschnitte c,d: Rechteck-Druckreize (0,1Hz/150,um) bei 18°C (c) und 12°C (d) mit temperaturabhängiger Latenz (Latenzdifferenz ca. 22 msec).

DISKUSSION

(4)

Die beschriebenen experimentellen Untersuchungen lieferten neue Ergebnisse über die Mechano- und Thermosensibilität verschiedener Hautrezeptoren bei den Selachiern. Mit Rücksicht auf die natürliche Umgebung von Scyllium und deren Bedingungen für die cutane Reiztransformation wurden die Schwellenkurven und Parameter der Sensibilität für die relevanten Werte der Vorlast (entsprechend einem überlagerten, hydromechanischen Vordruck) und der Hauttemperatur ermittelt. Insgesamt drei Populationen cutaner Rezeptoren konnten anhand der Spezifitätstestung unterschieden werden. Insbesondere wurden die neuronalen Reizantworten spezifischer Mechanorezeptoren und spezifischer Thermorezeptoren sowie die afferenten Reaktionen unspezifischer Hautrezeptoren mit mechanischer und thermischer Sensibilität untersucht.

4.1 Vergleichende Betrachtung der Transformationseigenschaften

Vergleichbare Studien zur Mechanoreception bei Scylliorhinus canicula wurden bisher lediglich von Lowenstein (1956) und Roberts (1969a,b,c) veröffentlicht.

Lowenstein fand 1956 in der Flossenhaut langsam adaptierende Druckrezeptoren, die schon 1908 von Wunderer histologisch als "Terminalkörperchen" oder "terminal nerve corpuscles" eingeordnet und unter der Haut von Kopf und Stamm bei fünf verschiedenen Elasmobranchier-Spezies, darunter auch Scyllium, gefunden worden waren. Er untersuchte die Wirkung gleichmäßiger Druckbelastungen der Haut auf die afferenten Reaktionen der Terminalkörperchen und interpretierte dieselben als Proprioceptoren, indem er schrieb, "the terminal corpuscles serve as proprioceptors in the widest sense of the term by signalling the spatio-temporal

patterns of active or passive deformation of the fin". Seinen Registrierungen und Diagrammen ist in Übereinstimmung mit unseren Erhebungen eine typische Differentialcharakteristik zu entnehmen. Allerdings führte er den starken, initialen Abfall der Aktivität nach Reizbeginn im wesentlichen auf die "mechanical accommodation connected very likely with the viscous flow of the gelatinous tissues in which the end-organs are embedded)" zurück. Ferner bemerkte er, daß "successive applications of identical pressures do not as a rule yield quantitatively identical responses". Dieses langfristige Hysteresisphänomen erschwerte auch unsere Messungen bezüglich der mechanosensiblen Afferenzen sehr, konnte aber durch Einhaltung genügend langer Pausen- oder Relaxationsintervalle zwischen den einzelnen, aufeinander folgenden Registrierungen weitgehend vermieden werden.

Dennoch müssen auch die in der vorliegenden Arbeit referierten Ergebnisse über die Mechanoreception unter Lowenstein's Aspekt kritisch gewertet werden, da bei der hier verwendeten Methodik Reizapplikation durch Ankopplung eines Vibratorstiftes an eine Cutane Placoidschuppe) ebenfalls die völlige Ausschaltung der "mechanischen Akkommodation" oder eine Trennung der dynamischen Reizminderung durch die physikalischen Eigenschaften des reizleitenden Apparates von der dynamischen Erregungsminderung entsprechend dem Adaptationsverhalten der Sinneszelle selbst (Burkhardt, 1960; Hensel, 1966) nicht möglich war. Jedenfalls ist anzunehmen, daß aufgrund der inneren Reibung und Massenträgheit der Reiz-Antransportorgane (Placoidschuppe, Hautschichten, Sinneszelle) bei äußerer Deformation der Hautoberfläche nur ein gewisser Anteil des dynamischen Reizes zum Receptor gelangen und transformiert werden kann, so daß die afferente Antwort

gegenüber der bei gegebener Reizstärke eigentlich zu erwartenden, dynamischen Reaktion zurückbleibt.

Wie bei Rechteck-, Stoß- oder Sprungreizung, so spielen auch bei Mikrovibration die mechanischen Eigenschaften der Haut und des Unterhautgewebes eine entscheidende Rolle. In diesem Zusammenhang sei insbesondere auf die Interpretation der Ergebnisse bei Nier (1976) verwiesen: "In separating the characteristics which belong to the receptor itself, however, it has to be considered that the mechanical properties of the skin and underlying tissue are also frequency-dependent factors. According to the theory of skin vibration (v.Békésy, 1940; Oestreicher, 1950, 1951; v.Gierke et al., 1952; Keidel, 1956, 1968), even the skin impedance, which is decisive for stimulus matching and transmission, passes a resonance minimum near to the frequency of 40 cps, which lies inside the frequency band displayed by afferent responses". Trotz der dargelegten methodischen Einschränkungen sollte jedoch beachtet werden, daß unter den gegebenen, natürlichen Reizbedingungen stets der hier beschrittene Weg der (indirekten) Receptorstimulation eingehalten wird, der somit eine physiologische Gewichtung erfährt.

Die Arbeiten von Roberts (1969a,b,c) beziehen sich auf Untersuchungen der durch rhythmische Schwimmbewegungen bzw. sinusförmige Verbiegungen von Haut- und Muskelstreifen induzierten, mechanischen Afferenzen der oben genannten, korpuskulären Mechanorezeptoren bei *Scyliorhinus canicula*. Auch er führte die neuronalen Entladungen zurück auf "a slowly adapting mechanoreceptor in the body wall", dessen Entladung "proportional to the angular velocity and to the amplitude of the movements" war (1969a).

Während die Proportional-Differentialcharakteristik der Rezeptoren auch für die von uns beschriebenen mechanosensiblen Afferenzen (sowohl spezifisch wie unspezifisch) galt, fand Roberts (1969a) jedoch keine Richtungsabhängigkeit der Sensibilität dieser Rezeptoren: "it discharged twice for every cycle of movement, once during stretch (down) and once during compression (up)". Unseren Ergebnissen entsprechend könnte es sich daher bei Roberts' Afferenzen mehr um die unspezifischen, mechano- und thermosensiblen Einheiten gehandelt haben, die zuweilen eine klare Zuordnung zur Druck- oder Zugklasse nicht erlaubten oder aber sogar eine (mechanisch) biphasische Sensibilität zeigten (vgl. Kap. 3.1). Diese Annahme stützt sich ferner darauf, daß keine besonderen Spezifitätstestungen vorgenommen wurden, daß die Versuche nur bei Raumtemperatur ("room temperature which ranged from 17 to 20°C") vorgenommen wurden und daß schließlich von einer Spontanaktivität niedriger Frequenz dieser Neuronen berichtet wurde. Da die Population der MT-Einheiten ebenfalls teils nicht spontanaktiv war, teils aber auch temperaturabhängige Spontanentladungen mit einem Maximum im mittleren, von Roberts benutzten Temperaturbereich hatte (vgl. Kap. 3.3), liegt dieser Vergleich recht nahe, zumal auch die starken Schwankungen der mechanischen Transformation (durch Temperaturabhängigkeit und mechanische "Akkommodation") dieser Receptorgruppe offenbar von Roberts als "very irregular responses" erkannt wurden.

Auf die Bedeutung dieser proprioceptiven, insbesondere mechano-receptiven, afferenten Informationsströme für die Aufrechterhaltung der Schwimmbewegung hatte Lissmann bereits 1946 hingewiesen.

Was die Frage der lokalen Unterschiedsschwellen betrifft, so kamen

anatomisch-histologische Studien der Nervenplexus in der Fischhaut zu dem Ergebnis, "that the fish cannot, presumably, discriminate between one scale and the next, but only between the next but one" (Whitewar, 1952). Im Frosch variierte die Hautoberfläche, die von einer Einzelfaser versorgt wurde, von 4 bis 100 mm² (Adrian et al., 1931) - ein Wert, der unserem Befund über die receptiven Felder in der Perioralhaut von Scyllium nahe kommt (zit. nach Nier, 1976).

Spezifische Reizantworten auf Mechanostimulation der Fischhaut unter Ableitung vom N. facialis wurden schon von Hoagland 1933 (a) untersucht. In den nachfolgenden Arbeiten (z.B. 1933b) analysierte er am Wels (catfish) mechanosensible Afferenzen, welche "respond to vibratory stimuli from tuning-forks by getting into phase with each other and by beating synchronously at frequencies ranging from 20 to 70 cps" (Hoagland, 1933b). Die charakteristischen Merkmale der neuronalen Codierung bei niederfrequenter Hautvibration wurden zuerst von Keidel (1955) an der Froschhaut näher untersucht. Es fanden sich vibrationssynchrone Entladungen "gewöhnlich in der Phase zunehmenden Druckes ausgeklinkt, deren Schwellen für Druckentlastungsreize wesentlich höher als für Druckbelastungsreize lagen". Obwohl nur für den untersten Frequenzbereich (von 2 bis ca. 20 Hz) ausgemessen, ist seiner "objektiven Schwellenkurve" für Vibrationsreizung zu entnehmen, daß auch hier eine starke Frequenzabhängigkeit der Absolutschwelle vorherrschte. In Analogie zu den vorliegenden Ergebnissen stieg die Schwellenreizstärke bei niederfrequenter Vibration stark an. Außerdem werden Optimalfrequenzen (z.B. 65 Hz) genannt, die ebenfalls im Niederfrequenzbereich liegen. Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten mechanosensiblen Impulsmuster der Selachier

zeigten im Prinzip dieselben Synchronisationsmechanismen wie diejenigen der Froschhautfasern. Auch das PD-Transformationsverhalten und die Recrutierung bzw. zusätzliche Aktivierung neuraler Einheiten bei anwachsender Reizintensität (z.B. Keidel, 1955, 1961, 1968; Hunt, 1961) wurde entsprechend bei den Afferenzen der Selachierhaut vorgefunden (zit. nach Nier, 1970 und 1976).

Weitere Analogien des Synchronisationsphänomens der cutanen Afferenzen von Scyllium bestanden in den neuralen Reizantworten auf Mikrovibration der Säugerhaut oder deren Anhangsgebilde, z.B. bei den mechanospezifischen Vibrissenreceptoren nach oszillatorischer Stimulation des Sinushaarschaftes (Nier, 1970, 1971, 1972, 1975). Auch hier wurden charakteristische, reizsynchronisierte Impulsmuster (Abb. 4.1) registriert, eine starke Frequenzabhängigkeit der Synchronisationsschwellen und eine stufenförmige Intensitätstransformation festgestellt. Das Codierungsverhalten der Einzelfasern wurde durch Plateaudiagramme (Abb. 4.2) beschrieben, die für Stimulationsfrequenzen und -elongationen bei ganzzahligen Synchronisationsraten z.T. umfangreiche Plateaubereiche auswiesen. Die bei den synchronisierten Impulsmustern der Selachierhaut vorgefundene Phasendrift (nach Änderungen der Reizamplitude, Vorlast u.ä.) war gleichfalls bei den Säugerafferenzen anzutreffen. V.Békésy (1959), der den Synchronismus neuraler Aktivität in seiner Bedeutung für die Perception vibratorischer Hautreize sowie für Höreindrücke untersuchte, stellte u.a. eine ähnliche Phasen-Streuung ("a certain randomness") der getriggerten Aktionspotentiale fest, wie sie auch den Afferenzen der Vibrissen (Nier, 1970) und der Haut von Scyllium anhaftete.

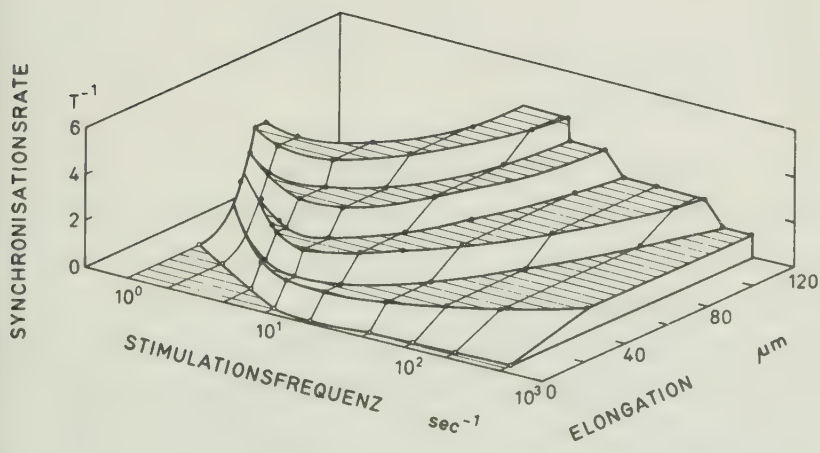
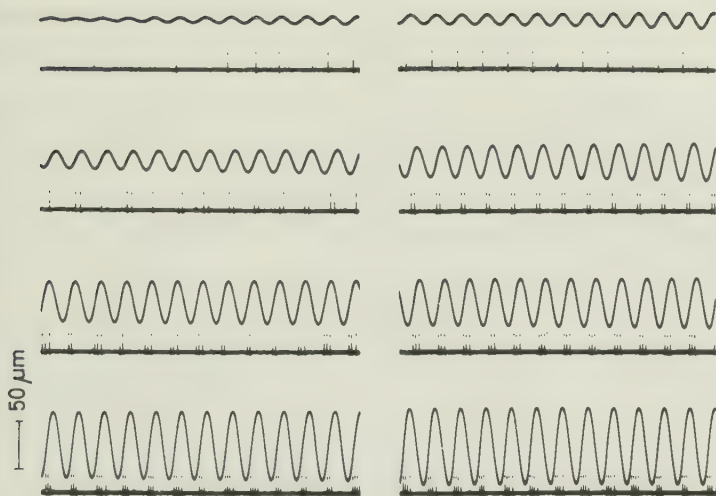
Abb. 4.1

Afferente Impulsmuster einer Einzelfaser von den Vibrissenrezeptoren der Katze bei langsam zunehmender Intensität der Vibration. Ausschnitte von oben nach unten: Aussteuerung verschiedener Synchronisationsbereiche der Aktivität bei einer Reizfrequenz von 10 Hz.

Abb. 4.2

Plateaudiagramm einer Einzelfaser für die neuronale Codierung der Intensität (Elongation) und Frequenz der sinusförmigen Stimulation.

Synchronisationsplateaus (mit Schraffur) für die ersten ganzzahligen Synchronisations- bzw. Impulsraten des afferenten Entladungsmusters.



Bei Teleostiern (*Leuciscus rutilus*) wurden unspezifische Entladungen mit mechano- und thermosensibler Reaktion an den Haut-Ästen des Trigemini von Späth (1967) studiert. "Ein Temperaturreiz allein ohne gleichzeitigen mechanischen Reiz" wurde allerdings "von den sensiblen Endstellen der Kopf- und Spinalnerven nicht wahrgenommen". Wie bei den unspezifischen, ausschließlich kältesensiblen MT-Afferenzen der Selachierhaut, so zeigten "die nicht spontan aktiven Mechanorezeptoren ... bei gleichzeitiger wiederholter mechanischer Reizung und Temperaturänderung ... eine den Kaltfasern der Homoiothermen auf Temperaturänderung entsprechende Reaktion" (Späth, 1967). Durch bimodale Rezeptoren dieser Art mit deutlicher Kältereaktion, die wiederum afferenten, synchronisierten Impulsmustern mechanisch-vibratorischen Ursprungs überlagert sein konnte, mag es auch in den Fasern und cerebralen Zentren der Selachier zu einer "Intermodulation" bei der Reizantworten kommen. Eine solche gegenseitige Beeinflussung könnte beispielsweise zu Effekten, ähnlich der "Weber-Täuschung" bei der Perception der Umweltreize, führen, wie sie von Säugern bekannt sind (Hensel und Zotterman, 1951; Witt und Hensel, 1959; Hensel und Boman, 1960).

Auch von den mechanosensiblen Nervenendigungen der Seitenlinienorgane wurde eine geringe, aber temperaturabhängige Spontanaktivität berichtet (Dijkgraaf, 1963). In eigenen Untersuchungen an Einzelfasern (Hensel und Nier, 1967, 1968, unveröffentlicht) des Seitenliniensystems bei Dorschen und Katzenhaien wurden ebenfalls unspezifische Einheiten mit hoher mechanischer Empfindlichkeit und gleichzeitiger Kältesensibilität gefunden. Einige dieser Afferenzen besaßen zudem im Temperaturbereich zwischen 5 und 12°C eine ansteigende Spontanentladung mit einem Maximum der Aktivität

bei etwa $13,5^{\circ}\text{C}$. Außerdem wurden bei dieser Studie einzelne thermische Einheiten mit Spontanaktivität und kälteempfindlicher Reaktion ohne jegliche Mechanosensibilität - also spezifische Thermorezeptoren - aufgefunden.

Die Besonderheit einer schwachen, überlagerten (thermosensiblen) Gegenreaktion auf Temperaturänderungen bei manchen Thermo-Afferenzen der Selachier (vgl. Kap. 3.3) ist von anderen submammalianischen Vertebraten ebenfalls bekannt (z.B. Bullock und Barrett, 1968; Hensel, 1975). So fand Hensel in den wärmeempfindlichen Trigemini-Einheiten von *Boa constrictor* nach der Applikation normierter Temperatursprünge: "Sudden cooling to the previous temperature level led to the opposite events, namely, to a transient inhibition and a subsequent frequency rise until the initial static value was reached. In most cases, however, adaptation after a warm step occurred in the form of a damped oscillation, the overshoot being followed by an undershoot below the initial static value before the final level was reached". Eine unterschiedliche Regelmäßigkeit dieser thermosensiblen Impulsmuster wurde gleichfalls festgestellt, wobei salvenartige Entladungen mit einer gewissen Fluktuation ("spontaneous background discharge with burst-like or surging activity") wie auch regelmäßige, stetige Spontanaktivität bei Einzel- und Mehrfaserpräparaten registriert werden konnte.

Ein Wechsel des regelmäßigen Impulsmusters mit differentiell konstanter Aktivität erfolgte bei den thermosensiblen Afferenzen der Selachierhaut teilweise sowohl unter statischen wie unter dynamischen Temperaturbedingungen. In Übereinstimmung mit Hensel (1973) konnte auch für ihre Impulsmusterkonfiguration festge-

Abb. 4.3

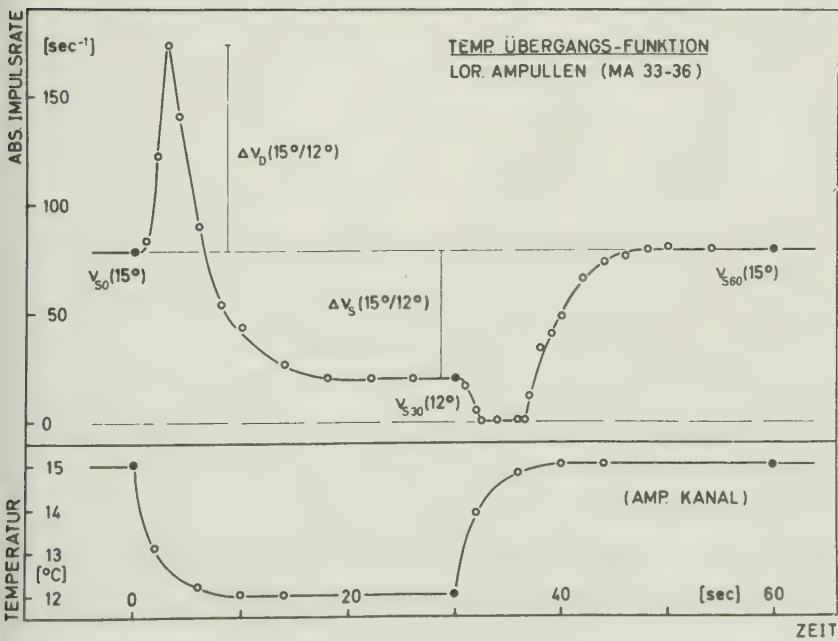
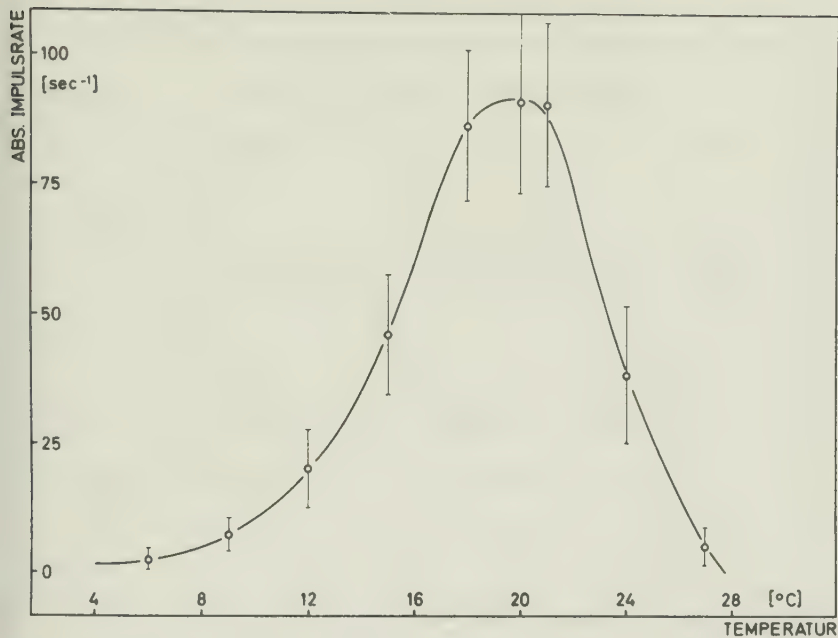
Statische Temperaturcharakteristik der mandibularen Lorenzini-schen Ampullen, aufgenommen von 23 dünnen Faserpräparaten des Ramus mand. ventr. ext. Nervi VII bei *Scyliorhinus canicula*.

Angabe der Mittelwerte und Standardabweichungen für die neurale Aktivität bei verschiedenen Adaptationstemperaturen.

Abb. 4.4

Afferente Reaktion und Übergangsfunktion der Lorenzinischen Ampullen (oben) auf einen negativen und positiven Temperaturreiz (unten).

Mittelwerte der Aktivität von 4 dünnen Filamenten des mandibularen Ampullennerven nach zwei definierten Temperatursprüngen mit kältebedingtem Overshoot und erwärmungsbedingter Hemmung der neuralen Entladung. Angabe der statischen und dynamischen Komponenten der Aktivitätsänderung sowie der Ausgangs- und Endwerte der absoluten Impulsrate. Temperaturwerte bei Messung im Ampullenkanal.



stellt werden, daß "the temporal sequence of impulses can be more or less regular, or it can consist of periodic bursts of 2 to 10 impulses separated by silent intervals". Entladungsmuster dieser Art wurden bisher bei verschiedenen Säugern beschrieben (z.B. Hensel und Zotterman, 1951; Dodt, 1953; Hensel und Kenshalo, 1969; Hensel und Wurster, 1970; Iggo, 1963, 1969, 1970; Kenshalo und Gallegos, 1967; Poulos, 1971).

Zu den thermospezifischen Afferenzen der Selachierhaut sei abschließend ein Vergleich mit der Thermosensibilität der (ebenfalls bei den Selachiern vorkommenden) Lorenzinischen Ampullen (LA) gestattet (Sand, 1938; Hensel, 1955a und b, 1956; Hensel und Nier, 1971; Nier, Hensel und Bromm, 1976a und b).

Unter stationären thermischen Bedingungen zeigten die T-Afferenzen der Haut wie die Fasern der Lorenzinischen Ampullen (Abb. 4.3) eine Spontanentladung, wobei jedoch die Impulsraten der T-Einheiten (vgl. Abb. 3.4.4) durchschnittlich etwas niedrigere Werte annahmen, besonders diejenigen der insgesamt schwächer aktiven Infraorbitalis-Fasern. Die Maxima der statischen Kennlinien, die einander prinzipiell entsprachen, lagen ebenfalls vergleichbar im physiologischen Temperaturbereich zwischen 14 und 20°C. Die dynamischen Temperaturreaktionen beider Afferenzgruppen (Abb. 4.4 und 3.4.5), die eine starke Kälteempfindlichkeit erkennen lassen, fielen im Mittel wiederum bei den Hautfasern geringer aus. Die genannten Abbildungen belegen diesen Befund für dieselben Temperaturreize (Abkühlungen von 15 auf 12°C) anschaulich. Im Gegensatz zu den LA-Afferenzen (Nier und Hensel, 1974; Hensel und Nier, 1976) sind bis jetzt jedoch bei den Hautreceptoren ausschließlich thermospezifische Reaktionen

mit Kältesensibilität beobachtet worden. Diese erfüllten die im Kapitel 3.1 dargelegten einschlägigen, biophysikalischen Kriterien der Thermorezeptoren (Hensel, Iggo und Witt, 1960; Hensel, 1966, 1973) ebenso wie die bekannten Kälterezeptoren der Homoiothermen.

In Analogie zu den (von statischen Temperaturcharakteristiken abgeleiteten) LA-Kennlinien über die statische und die dynamische Komponente ihrer thermischen Unterschiedsempfindlichkeit (Abb. 4.5 und 4.6) nahmen auch die entsprechenden Sensibilitätsparameter der cutanen T-Einheiten größenordnungsmäßig und vorzeichenrichtig vergleichbare Werte an. Für die statische Unterschiedsempfindlichkeit der LA-Fasern wurde berichtet, daß "with values covering the range of ± 20 Imp./sec $^{\circ}$ C, the function of the static differential thermosensitivity provides a symmetrical course in relation to the rate maximum" von Abb. 4.3 (Nier, Hensel und Bromm, 1976a), während dieser Parameter bei den thermospezifischen Hautafferenzen mittlere Werte zwischen -6,7 und +8,6 Imp./sec $^{\circ}$ C erhielt. Vergleicht man ferner die dynamischen Komponenten der thermischen Unterschiedsempfindlichkeit, die für beide Afferenzengruppen durchweg negativ ausfielen (in der Abb. 4.6 ist dazu lediglich die Kennlinie der unpolarisierten Ampullen ($I = 0$) heranzuziehen), so wurden einerseits von den Ampullenrezeptoren bei ca. 20 $^{\circ}$ C Bereiche um -40 Imp./sec $^{\circ}$ C durchlaufen, von den entsprechenden Hautrezeptoren aber maximal nur dynamische Unterschiedsempfindlichkeiten von -34,5 Imp./sec $^{\circ}$ C erreicht.

Trotz der diskutierten, graduellen Unterschiede dieser beiden kältesensiblen Rezeptorpopulationen leisten ihre Afferenzen - die thermospezifischen Hautafferenzen unmittelbar, die neuralen

Abb. 4.5

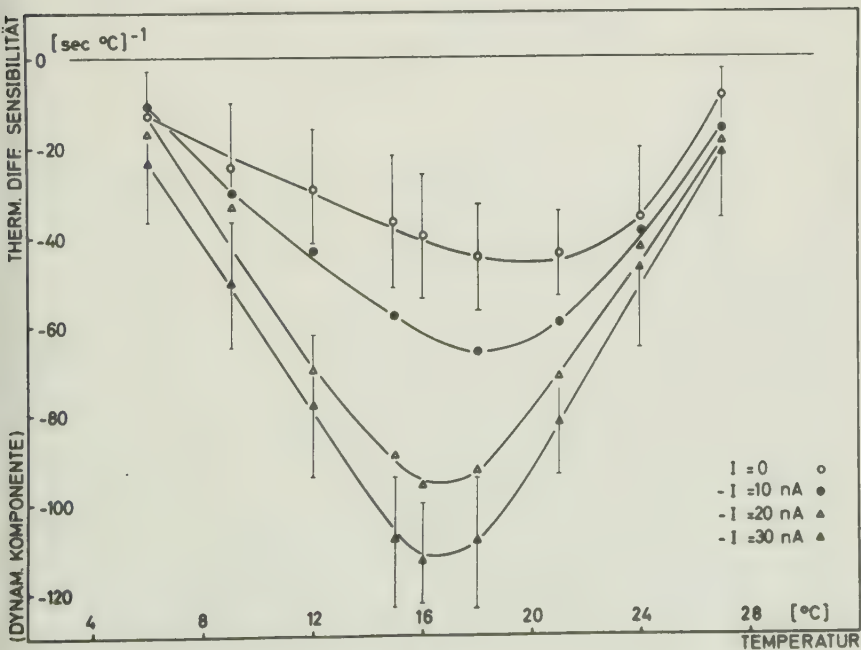
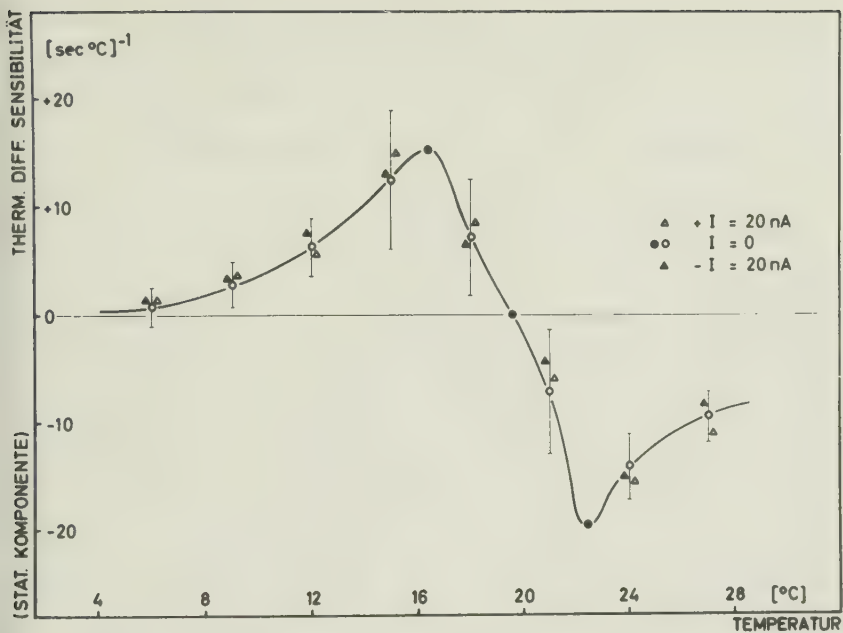
Statische Komponente der thermischen Unterschiedsempfindlichkeit der Lorenzinischen Ampullen im unpolarisierten Zustand ($I = 0$) sowie unter elektrischer Vorpolarisation ($\pm I = 20 \text{ nA}$).

Mittelwerte und Standardabweichungen von 23 afferenten Einheiten für $I = 0$. Extrem- und Nulldurchgangswerte durch Interpolation aus der statischen Kennlinie (Abb. 4.3) gewonnen.

Abb. 4.6

Dynamische Komponente der thermischen Unterschiedsempfindlichkeit der Lorenzinischen Ampullen im unpolarisierten Zustand ($I = 0$) sowie unter negativer elektrischer Vorpolarisation.

Mittelwerte und Standardabweichungen von 23 afferenten Einheiten für den unpolarisierten Zustand nach normierten Kältereizen (Temperatursprünge von -3°C); desgleichen bei starker Vorpolarisation ($-I = 30 \text{ nA}$).



Entladungsmuster der Lorenzinischen Ampullen möglicherweise indirekt, unter Einbeziehung der elektromagnetischen Reizgrößen ihrer natürlichen Umgebung - entscheidende Beiträge zur Perception, insbesondere externer, thermischer Ereignisse.

4.2 Übertragungskapazität der Mechanoafferenzen

Bei der Beurteilung des Transformations- und Übertragungsverhaltens der Funktionseinheit aus Receptor und afferentem Neuron spielt auch der Informationsgehalt des fortgeleiteten Impulsmusters und die neuronale Kanalkapazität bzw. der Maximalwert des Informationsflusses eine wesentliche Rolle (Schmidt, 1971; Grüsser, 1972; Zimmermann, 1976). Für die Einzelfasern der Mechanoafferenz ließen sich mit Hilfe der Amplituden-Transformationscharakteristik relativ einfache, aber weitreichende Abschätzungen der genannten Größen vornehmen, welche für die meisten Anwendungs- und Vergleichszwecke (z.B. zur Angabe der Leistungsfähigkeit des betreffenden Kanals) hinreichen.

Als Grundkriterium eines graphischen Verfahrens zur Ermittlung dieser Größen (modifiziert nach Angaben von Werner und Mountcastle, 1965) galt die sichere Differenzierbarkeit zwischen je zwei Pegeln der Reizintensität anhand des (codierten) Impulsmusters. Hier wäre als optimaler Grenzfall die Intensitäts-Unterschiedsschwelle heranzuziehen. Unter Berücksichtigung der stufenförmigen Einzelfaser-Transformationskennlinien (wie beispiel- und ausschnittshaft in Abb. 3.2.3 dargestellt) und der Tatsache, daß im physiologischen Bereich der Vibrationsreizstärke (etwa vorlastfreies Hubintervall von 0 bis 400 μ m) des unteren Frequenzbandes (ca. 1 bis 10 Hz) in der Regel rund 6 Synchronisations-

Plateaus bzw. Aktivitätspegel erreicht wurden, die im afferenten Impulsmuster aufgrund ihrer starren, vollen Synchronisation und ganzzahligen Impulsrate das bezeichnete Kriterium erfüllen, konnte unter gewissen Prämissen (z.B. Gleichwahrscheinlichkeit der einzelnen Reizstärken) der intensitätsbezogene Informationsgehalt einer einzelnen Mechanoafferenz mit $ld(n + 1) = ld 7$ bzw. 2,8 bit je Reiz (mit n als Stufenzahl) ermittelt werden. Dieser Wert besitzt trotz gewisser idealisierender Annahmen eine realistische, mittlere Größe, da einerseits als Intensitäts-Unterschiedsschwellen auch bei der Einzelafferenz Werte unter 20 % (bei den ganzzahligen Synchronisationsraten v_{i+1}/v_i mindestens $6/5 = 1,2$ bzw. 20 % Zunahme) angenommen werden können (mit der Konsequenz einer höheren, unterscheidbaren Stufenzahl), andererseits z.B. die Voraussetzung gleicher Wahrscheinlichkeit der möglichen Stufen nicht unbedingt gegeben sein muß (mit der Folge einer geringen Abnahme des Informationsgehaltes).

Hinsichtlich der Vibrationsfrequenz enthält das reizsynchronisierte Impulsmuster ebenfalls eine bestimmte Informationsmenge. Da "bei vielen getesteten M-Afferenzen oberhalb einer Vibrationsfrequenz von 50 Hz im vorgegebenen Bereich der Reizintensität kaum mehr als die 1:1-Synchronisationsschwelle erreicht" wurde (vgl. Kap. 3.2), kann man diesen Betrag bei vorsichtiger Approximation als Mindestgröße für die obere, übertragbare Grenzfrequenz (f_{max}) ansetzen. Mit dem Meß- oder Beobachtungsintervall t entsprechend 1 sec (Bezug der Reizfrequenz auf das Zeitsegment 1 sec) folgt ein frequenzbezogener Informationsgehalt von $ld(t \cdot f_{max} + 1) = ld(51)$ bzw. 5,7 bit je Reiz. Auch hier wurde wieder als Voraussetzung von der Gleichwahrscheinlichkeit der einzelnen Reizfrequenzen bzw. Impuls- oder Salvenfrequenzen des

Impulsmusters ausgegangen. Andererseits waren bei einem Teil der Testpräparate (gegenüber der bewußt niedrig angesetzten oberen Grenzfrequenz des Neurons) noch höhere Impulsraten mit voller Reizsynchronisation beobachtet worden.

Da die Intensitäts- und Frequenzinformation des Reizsignales gleichzeitig im afferenten Impulsmuster der Nervenfaser codiert vorliegt, kommt ein insgesamt Übertragener Informationsgehalt von $I_{\text{ges}} = (2,8 + 5,7) \text{ bit} = 8,5 \text{ bit je Reizsignal bzw. Impulsmuster zustande}$. Daraus ergibt sich unmittelbar ein entsprechender, in der einzelnen M-Faser Übertragener Informationsfluß von $J = 8,5 \text{ bit/sec}$. Der Höchstwert des Informationsflusses dieser Nervenfasern, die Kanalkapazität kann unter Zusatzbedingungen (Zemanek, 1959; Flechtner, 1966; Zimmermann, 1976) für die afferente Codierung entsprechend der oberen Grenzfrequenz mit rund $C = f_{\text{max}} \text{ (bit/sec) bzw. } 50 \text{ bit/sec}$ angegeben werden.

Die hier vorgenommene quantitative Einschätzung der neuronalen Übertragungsparameter bezog sich auf die Transformation und Codierung von Vibrationsreizen, wobei (gemäß Tab. 3.2.A) der intensitätsbezogene Informationsgehalt (entsprechend der Reizstärke) von der Impulsrate (Impulse/Reizperiode) oder der intraperiodischen Salvenstärke, der frequenzbezogene Informationsgehalt (entsprechend der Reizfrequenz) von der Impuls- oder Salvenfolgefrequenz abgeleitet war. Ähnliche Berechnungen, die sich jedoch lediglich auf die Reizintensität eines Rechteckdauerreizes beziehen, wurden von verschiedenen Autoren angestellt. Für vergleichbare Rezeptoren und Bedingungen werden die Werte des Informationsgehaltes von Grüsser (1972) mit 2,4 bit (Trigeminusafferenzen) und von Schmidt (1971) mit rund 3 bit (langsam adaptierende Me-

chanoreceptoren der Katzenpfote) zitiert sowie von Werner und Mountcastle (1965) mit 3,3 bit (langsam adaptierende Mechano-receptoren der Affenhand) angegeben - Werte, die mit dem hier ermittelten (2,8 bit für die ebenfalls langsam adaptierenden Mechanoreceptoren der Selachierhaut) gut übereinstimmen.

Abschließend sei darauf aufmerksam gemacht, daß insbesondere die Kanalkapazität in ihrer direkten Abhängigkeit von der oberen Grenzfrequenz der afferenten Neurone mit der Hauttemperatur starken Schwankungen unterworfen ist. Eine einfache, multiplikative Erweiterung der Ergebnisse von der Einzelfaser auf die Gesamtpopulation der cutanen Mechanoafferenzen des perioralen Hautareals, z.B. zur Ermittlung der gesamten Kanalkapazität, kann jedoch mit Rücksicht auf die starke Redundanz durch Parallelübertragung eines Reizes in mehreren Fasern (Divergenz- und Konvergenzverbindungen nachgewiesen) nicht erfolgen.

4.3 Systemtheoretische Interpretation der Vibrationsschwellen

Die Messung der Synchronisationsschwellen bei den mechanospezifischen Hautafferenzen für Sinusreize im physiologischen Intensitäts- und Frequenzbereich ermöglichte eine Interpretation ihrer Frequenzcharakteristik unter Verwendung system- bzw. regeltheoretischer Ansätze (Drischel, 1953; Hensel, 1954; Vossius, 1965; Varju, 1969).

"In Analogie zu technischen Nachrichtenübertragungssystemen stellt die physiologische Einheit aus Receptor und afferentem Neuron ein Einzelschaltelement des taktilen Sinneskanals dar. Das Übertragungsverhalten dieses Einzelschaltelementes sowie des Gesamtkanals könnte daher z.B. in Form des komplexen Über-

tragungsfaktors (Aschoff, 1968) oder des Frequenzgangs (Grodins, 1963; Oppelt, 1964; Milhorn, 1966) beschrieben werden. Mit Rücksicht auf implizite Nichtlinearitäten, die in besonderem Maße biologischen Systemen anhaften, sei an dieser Stelle jedoch der Vergleich mit einem geeigneten systemtheoretischen Modell einer quantitativen Frequenzgangberechnung vorgezogen. Ein derartiges Modell soll unter Vernachlässigung der Nichtlinearität die entscheidenden Transformationsmerkmale der Aktivitäts-Amplitude und -Phase für das betrachtete Frequenzband abbilden und das Übertragungsprinzip des Systems erkennen lassen" (Nier, 1970).

Die Frequenzkurven der Synchronisationsschwellen bei Einzelauffre-
enzen sowie bei einer größeren Gesamtheit von mechanospezifischen Einheiten (z.B. Abb. 3.2.7 und 3.2.8) zeigten im untersten Frequenzbereich einen relativ flachen, abszissenparallelen Verlauf, ein Verhalten, welches bei Proportionaltransformation eines Reizes zu erwarten ist. An diesem prinzipiellen P-Verhalten ihres Amplitudenfrequenzgangs änderten auch überlagerte Vordrucke nichts, wie in den Abb. 3.2.11 und 3.2.12 demonstriert wurde. Lediglich die relative Schwellenelongation war in ihrem Niveau aufgrund der Vordruckeinflüsse entsprechend abgesenkt. Schon unter vorlastfreien Bedingungen konnte beispielsweise die Frequenzkurve der 1. Synchronisationsschwelle im untersten Frequenzband durch eine Gerade mit der Steigung 0 dB/Dekade approximiert werden (G1 in Abb. 4.7). Die Auswirkung des Differentialverhaltens erfolgte erst oberhalb der sogenannten "Eckfrequenz" (hier etwa bei 0,5 Hz) durch eine stetige Abnahme der zur Synchronisation notwendigen Schwellenelongation proportional zur Reizfrequenz. Der Kurvenverlauf ließ sich damit im folgenden Abschnitt durch eine Gerade mit der Neigung -20 dB/Dekade annähern (G2 in

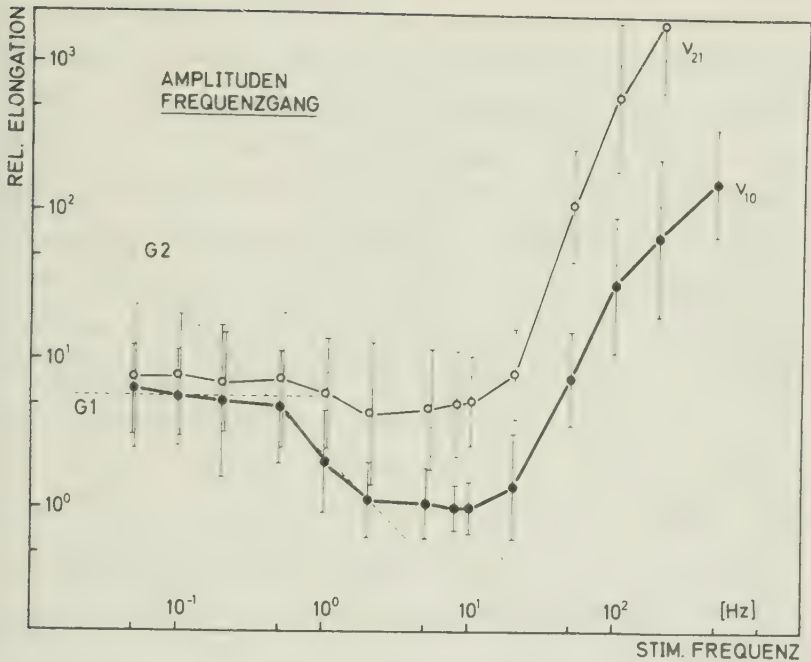


Abb. 4.7

Gesamtdiagramm des Amplitudenfrequenzgangs von 50 druck- und zugsensiblen Mechanoafferenzen für vorlastfreie Mikrovibration (wie Abb. 3.2.8).

Zusätzliche Angabe der Approximationsgeraden G1 und G2 (mit Steigungen von 0 bzw. -20 dB/Dekade) im unteren Frequenzband die für den Proportional- (G1) bzw. für den Differentialanteil (G2) der Reiztransformation kennzeichnend sind. Erste "Eckfrequenz" bei ca. 0,5 Hz (als Schnittpunkt von G1 und G2).

Abb. 4.7). Bei höheren Vibrationsfrequenzen wurde diese Differentialtendenz zunehmend durch mehrere Verzögerungsglieder unterschiedlichen Grades (Grodins, 1963; Oppelt, 1964; Milhorn, 1966) überlagert, deren Wirkung bei entsprechenden, höheren Eckfrequenzen (hier ab ca. 2 Hz und wiederum ab ca. 20 Hz) den Schwellenverlauf bestimmte. Aufgrund des Amplitudenfrequenzgangs der mechanosensiblen Afferenzen - insbesondere wegen der hohen, überproportionalen Steigungen ihrer Schwellenkurven im oberen Frequenzbereich - läßt sich das Übertragungsverhalten dieser Einheiten approximativ durch ein $PD(T_2)$ -Modell kennzeichnen. Das Differentialprinzip wurde demonstrativ an der afferenten Reaktion auf Rechteckreizung (vgl. Abb. 3.2.19c) deutlich. Der (z.T. latente) Proportionalanteil kam bei Vorlastsuperposition oder unter günstigen thermischen Randbedingungen der Reiztransformation (vgl. Abb. 3.3.6a) zutage.

Eine (vorlast- und temperaturabhängige) Latenz oder "Totzeit" (T_t) der afferenten Reaktion, die ein bestimmtes Minimum auch unter optimalen Reizbedingungen nicht unterschritt (vgl. z.B. Abb. 3.2.20), ging größtenteils auf die Überleitungsdauer in der neuronalen Übertragungsstrecke zurück. Diese Totzeit erschien nicht nur in Form einer Verzögerung der neuronalen Antwort nach rechteckigen Sprungreizen sondern auch im Phasenfrequenzgang (vgl. Abb. 3.2.15) derselben Einheiten nach Sinusstimulation. Dort bewirkte sie bei den hohen und höchsten Reizfrequenzen eine immer rascher zunehmende Phasendrift des Impulsmusters im Sinne einer Nacheilung gegenüber dem eingangsseitigen Reizsignal. Wie die Abb. 3.2.18 und 3.2.20 belegen, hatte der Vorlasteffekt nur eine graduelle Verminderung der Totzeitwirkung (in Latenz und Phasen-

winkel) zur Folge, nicht jedoch eine prinzipielle Änderung des Transformationsverhaltens.

Für die Reiztransformation und -übertragung der mechanosensiblen Einheiten kann demnach approximativ innerhalb des betrachteten Intensitäts- und Frequenzbereiches ein quasi-lineares D- bzw. PD-Modell zweiter Ordnung angenommen werden (Nier und Hensel, 1975), welches mehrere Verzögerungsglieder (insgesamt mindestens 2. Grades) und ein Totzeitelement enthalten muß. Die quantitativen Parameter dieses Modells sind, je nach Gültigkeitsbereich, den entsprechenden Schwellenfrequenzkurven von Amplitude und Phase der afferenten Reizantwort zu entnehmen.

4.4 Polytropen-Approximation der Transformationskennlinien

Für verschiedene Sinnesmodalitäten ließen sich nach Stevens (1960, 1971) die Empfindungsstärken in Abhängigkeit von den überschwelligen Reizintensitäten in Form einer "Stevensschen Potenzfunktion" annähern, wobei sich charakteristische Exponenten (meist zwischen 0 und 1) für die einzelnen Reizarten ergaben. Nach elektrophysiologischer Untersuchung der Reiztransformation konnten bei entsprechendem Vorgehen analoge Beziehungen zwischen der afferenten Impulsrate einer Receptorpopulation und der Intensität des Hautreizes aufgestellt werden (Werner und Mountcastle, 1965).

Bei den langsam adaptierenden Druckrezeptoren der Selachierhaut wurden mit demselben Ziel die Amplituden-Transformationsdaten für Mikrovibration von 31 ausgesuchten Präparaten (des PD-Typs) als Mittelwerte (MW) in ein Diagramm (Abb. 4.8) eingetragen. Von diesen Aktivitätsmittelwerten ausgehend, wurde eine Poly-

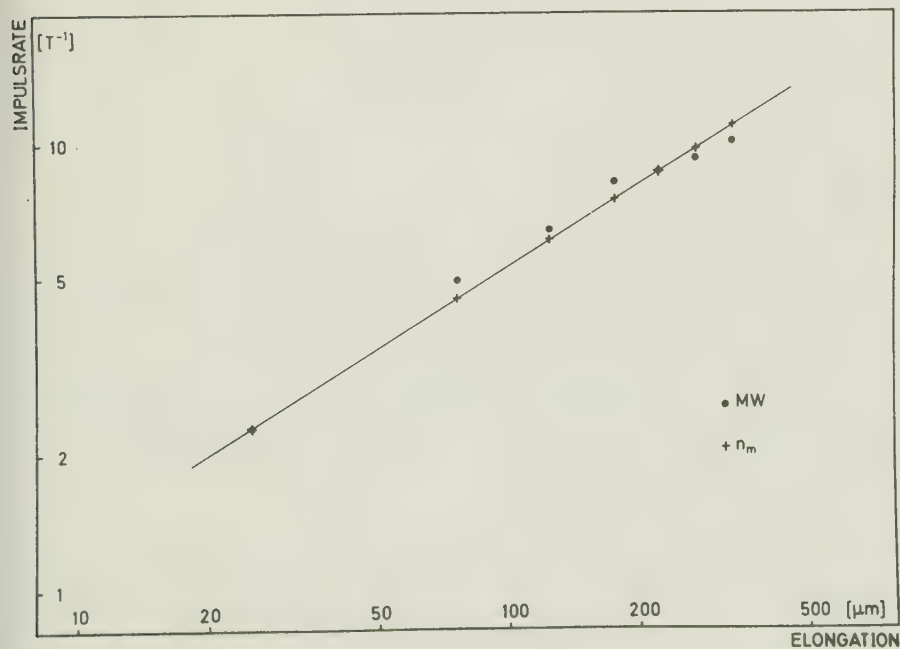
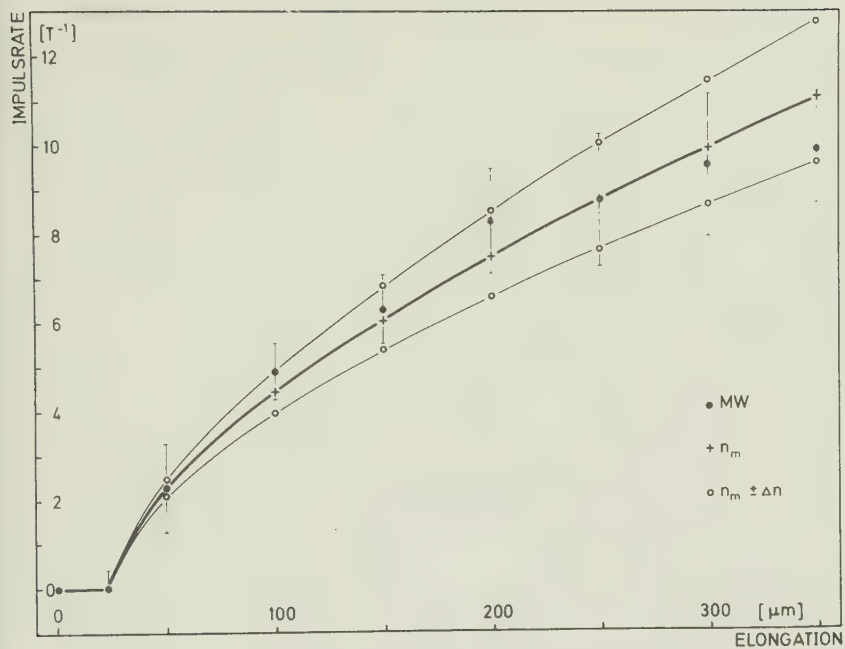
Abb. 4.8

Amplituden-Transformationsdiagramm für Mikrovibration von 31 Druckafferenzen (PD-Typ) der Selachierhaut.

Angabe der Aktivitätsmittelwerte (MW) und -standardabweichungen (gemittelt über die Receptorgruppe sowie über die Frequenzen zwischen 0,05 und 500 Hz). Approximation der Transformationsdaten durch eine Polytropenschar entsprechend der Stevensschen Potenzfunktion für die Exponenten n_m und $n_m \pm \Delta n$ ($n = 0,635$ und $\Delta n = 0,025$). Mittlere Absolutschwelle $23 \mu m$.

Abb. 4.9

Doppellogarithmisches Diagramm der Approximationskennlinie mit dem (mittleren) Exponenten n_m (von Abb. 4.8) unter Angabe der Mittelwerte der neuralen Aktivität.



tropenschar $R = a (S - S_0)^n$ derart berechnet, daß 1. die Kennlinie mit dem mittleren Exponenten n_m durch die Aktivitätsmittelwerte der Elongationen 50 und 250, μm lief und daß 2. die obere und untere Kennlinie mit den Exponenten $n_m \pm \Delta n$ mindestens die Spanne aller vorkommenden Aktivitätsmittelwerte im physiologischen Intensitätsbereich umfaßte (vgl. Grenzlage des Mittelwertes bei der Elongation 100, μm). R stand dabei für die neurale Impulsrate, S für die Reizstärke, S_0 für diejenige der Absolutschwelle (bei der vorliegenden Affferenzengruppe 23, μm). Außerdem wurde ein Faktor a sowie der Exponent n bzw. n_m eingeführt, wobei sich aus obiger Gleichung die Werte $a = 0,28$ und $n_m = 0,635$ ergaben. Der Potenzansatz dieser Approximation bot sich an, da er differentiell unmittelbar zu $dR/R = n dS/S$ als modifizierte Weber-Relation führt, welche die relativen Änderungen von Reiz und Reizantwort mit dem Exponenten n verknüpft. Aufgrund der logarithmierten Form $\log R = \log a + n \log (S - S_0)$ zeigte sich mit $\log a$ als Konstante ein linearer Zusammenhang dieser Größen, der auch dem doppellogarithmischen Diagramm (Abb. 4.9) zu entnehmen ist. Die eingetragenen Aktivitätsmittelwerte folgten nun tendenziell der Geraden mit der Steigung n_m (mittlerer Exponent), d.h. im vorgegebenen Bereich der Reizstärke erfüllte die Transformation der cutanen Mechanorezeptoren approximativ die Stevenssche Potenzfunktion für Exponenten von ca. 0,63. Exponenten zwischen 0,6 und 0,95 sind auch von Empfindungsmessungen der Hautvibration bekannt (Stevens, 1960; Schmidt, 1971, 1976).

ZUSAMMENFASSUNG

(5)

In der Perioralregion von Scyllium (*Scyliorhinus canicula*) wurden drei unterschiedliche Populationen cutaner Afferenzen aufgefunden und in ihrem Transformationsverhalten untersucht. Es handelte sich um die neuralen Reizantworten spezifischer Mechanorezeptoren und spezifischer Thermorezeptoren sowie um die afferenten Reaktionen unspezifischer Hautrezeptoren mit mechanischer und thermischer Sensibilität.

1.

Bei den Mechanoafferenzen konnten zwei submodale Klassen, "Druck- und Zugeinheiten", unterschieden werden. Diese besaßen keine Spontanaktivität und waren entweder nur in der Druck- oder in der Zugphase mechanischer Sprungreize zu aktivieren. Beide Gruppen zeigten auf Rechteckstimulation ein D- bzw. (bei geeignetem statischem Vordruck) ein PD-Verhalten (mit überwiegender D-Komponente) sowie einen langsamen Adaptationszeitgang ihrer neuralen Aktivität.

Durch niederfrequente Mikrovibration an der Hautoberfläche konnte eine partielle oder, bei höheren Reizintensitäten, eine volle Synchronisation des afferenten Impulsmusters mit dem Reiz erreicht werden. Die Transformation und Codierung der Reizstärke erfolgte in jeder Einzelfaser unstetig, so daß in der entsprechenden Transformationskennlinie bei allen ganzzahligen Impulsraten der neuralen Aktivität ausgeprägte Synchronisationsplateaus auftraten. Ein Mehrfaserpräparat bzw. eine größere Gesamtheit der getesteten, mechanosensiblen Afferenzen ermöglichte dagegen eine stetige Reiztransformation, da sich ihre (durch unterschiedliche Schwellenlage nicht kongruenten) Einzelkennlinien innerhalb eines gewissen Intensitätsbereiches zu einer quasi-proportionalen,

kontinuierlichen Gesamtcharakteristik überlagerten. Während die Reizstärke durch die Impulsrate sowie durch die Zahl der aktivierten Einheiten codiert wurde, wurde die neurale Abbildung der Reizfrequenz durch die Impuls- bzw. Salvenfolgefrequenz erzielt.

Für sinusförmige Stimulation der Selachierhaut mit und ohne statische Druckvorlast wurden die Diagramme der Amplituden- und Phasenfrequenzgänge von 50 druck- und zugsensiblen Afferenzen erstellt. Die vorlastfreien Frequenzkurven verschiedener Synchronisationsschwellen wiesen im unteren Frequenzbereich zunächst eine abszissenparallele, dann eine leicht abfallende Tendenz auf, zeigten einen Optimalbereich bei Reizfrequenzen etwa zwischen 2 und 20 Hz und stiegen schließlich (mit zunehmender Frequenz) sehr steil an. Bei vielen M-Einheiten wurde oberhalb von 50 Hz im vorgegebenen Bereich der Reizintensität (Auslenkungen bis zu $340\text{ }\mu\text{m}$) kaum mehr als die 1:1-Synchronisationsschwelle erreicht. Der entsprechende Phasenfrequenzgang ergab eine zunächst langsam ansteigende, bei hohen Frequenzen dann rapide anwachsende Phasenverzögerung der Impulsmuster gegenüber dem Reizsignal. Bis zu einer Frequenz von ca. 10 Hz wurden die Aktionspotentiale der Druckfasern etwa im Bereich des Druckmaximums ausgelöst.

Überlagerte statische Vorlasten wirkten sich (je nach ihrem Vorzeichen bzw. nach dem getesteten Afferenzentyp) bei der Transformation der Vibrationsamplitude besonders in Form einer Absenkung und positiven Frequenzdrift der Synchronisationsschwellen sowie als Erhöhung der Steilheit bei den Einzelfaser- und Mehrfaser-Transformationskennlinien aus. Als Effekt auf die Impuls-

phase wurde generell eine Vorverlagerung des Triggerzeitpunktes innerhalb der Reizperiode bzw. ein Trend zu geringeren Phasenverzögerungen festgestellt - eine Impuls-Phasenreaktion, die in gleicher Weise auch nach Steigerung der Reizintensität zu beobachten war. Bei Rechteckstimulation mit Vorlast zeigten sich vor allem Auswirkungen auf die PD-Relation, den Overshoot und die Latenz der neuralen Reizantwort.

Schließlich wurden die receptiven Felder der Mechanoafferenzen untersucht, die nach Form und Ausdehnung beträchtlich variierten (Flächen von 0,5 bis 60 mm²) und sich gegenseitig z.T. recht stark überlagerten. Nach dem Kriterium des cutanen Focusabstandes ließen sich außerdem die räumlichen Unterschiedsschwellen in der Perioralregion zu ca. 8 und, im Vergleich, in der dorso-lateralen Haut mit rund 28 mm bestimmen.

2.

Die unspezifischen, thermisch und mechanisch empfindlichen Hautafferenzen zeichneten sich besonders durch ihre wechselnde Spontanaktivität sowie durch die deutliche, stets auslösbare Kälte-reaktion ihrer Einheiten aus. Für die Mechanosensibilität dieser Receptorpopulation war die Synchronisationsfähigkeit ihrer afferenten Impulsmuster mit den cutanen Vibrationsreizen im unteren Frequenzband (von ca. 10^{-1} bis 10^2 Hz) charakteristisch. Einige wesentliche (statische und dynamische) Kenngrößen sowie wichtige qualitative Angaben über ihre Transformationseigenschaften wurden in Form einer Tabelle zusammengestellt (Tab. 3.3.A).

Im Vergleich mit den spezifischen Rezeptoren war eine gewisse Inhomogenität dieser Gruppe nicht zu verkennen. Sie äußerte sich

beispielsweise durch die vorhandene oder fehlende Spontanaktivität, durch eine recht unterschiedliche, statische wie dynamische Mechanosensibilität (mit z.T. beträchtlichen Hysteresis-Erscheinungen), durch starke, auch thermisch bedingte Schwankungen ihrer Vibrationsschwellen sowie in einem leicht biphasischen dynamischen Verhalten auf Temperatursprünge bei einem Teil der MT-Einheiten. Zudem fielen die Overshoot-Antworten wie auch mehrere Koeffizienten der Sensibilität wesentlich geringer aus als bei den vergleichbaren thermospezifischen Afferenzen.

Durch Superposition thermischer und mechanischer Stimulation kam es zu nichtlinearen, neuralen Abbildungen des Gesamtreizes, wobei aus den Impulsmustern der Einzelfasern die Zeitfunktion und Art der verschiedenen Reizkomponenten nicht mehr eindeutig abzuleiten war (keine reversible Zuordnung zwischen Reizsignal und neuraler Antwort mit Hilfe der thermischen und mechanischen Transformationskennlinien). Eine thermische Modulation der mit mechanischer Vibration synchronisierten Entladungen konnte ebenso erzielt werden wie eine mechanische Interferenz und Störung der temperaturbedingten, stetigen Spontanaktivität durch Überlagerte Salventriggerung. Trotz der vergleichsweise geringeren Sensibilität der MT-Einheiten (besonders in ihrer statischen, thermischen und mechanischen Komponente) kommt ihnen doch eine Bedeutung für die afferente Meldung thermischer und/oder mechanischer Wechselreize zu.

3.

Bei den thermospezifischen Afferenzen der Selachierhaut wurde ein breites Temperaturintervall mit Spontanaktivität festgestellt, wobei die momentane Impulsrate jeweils durch die Hauttemperatur

und ihre zeitlichen Änderungen bestimmt war. Die erhobenen statistischen Aktivitätswerte und die entsprechenden Kennlinien zeigten ein Maximum der Entladungen dieser ausschließlich kältesensiblen Fasergruppe im mittleren Temperaturbereich. Die wichtigsten Transformationseigenschaften und -koeffizienten wurden auch hier, mit geringfügigen Unterschieden zwischen den beiden beteiligten Hirnnerven, zu einer Übersicht zusammengefaßt (Tab. 3.4.A). Allerdings muß berücksichtigt werden, daß den angegebenen Infraorbitalis-Daten nur vier Testeinheiten mit ihren afferenten Reaktionen zugrunde lagen. Prinzipielle Differenzen zwischen beiden Faserpopulationen bestanden jedoch nicht.

Bei den thermospezifischen Einheiten wurde in Ansätzen auch die Komposition der Impulsmuster untersucht. Einerseits fanden sich relativ regelmäßige, stetige Entladungsfolgen (mit eingipfligen Interspike-Histogrammen), teilweise wurde auch eine relativ große Unregelmäßigkeit der Spontanaktivität, z.B. in Form von Salvenentladungen, festgestellt, die zu zwei- oder mehrgipfligen Histogrammen führte.

Eine vergleichende Gesamtschau der Wirkung wichtiger biophysikalischer Faktoren auf die Reiztransformation und -übertragung der drei Afferenzengruppen in der Selachierhaut ergänzt die Darstellung der experimentellen Ergebnisse. In der Diskussion wurde den quantitativen und qualitativen Befunden dieser Arbeit eine Abschätzung des neuronal übertragenen Informationsgehaltes sowie der Kanalkapazität für die mechanosensiblen Afferenzen angefügt. Eine systemtheoretische Interpretation der Vibrationsschwellen bzw. des Transformations- und Übertragungsverhaltens dieser Einheiten beschließt die vorliegende Untersuchung.

LITERATUR

(6)

- Adrian, E.D., Cattell, McK., Hoagland, H.: Sensory discharges in single cutaneous nerve fibres.
J.Physiol. (Lond.) 72, 377-391 (1931)
- Aschoff, V.: Einführung in die Nachrichtenübertragungstechnik.
Springer, Berlin, Heidelberg, New York (1968)
- Békésy, G.v.: Über die Stärke der Vibrationsempfindung und ihre objektive Messung.
Akust.Z. 5, 113-124 (1940)
- Békésy, G.v.: Synchronism of neural discharges and their demultiplication in pitch perception on the skin and in hearing.
J.acoust.Soc.Amer. 31, 338-349 (1959)
- Brown, A.G., Iggo, A.: A quantitative study of cutaneous receptors and afferent fibres in the rat and rabbit.
J.Physiol. 193, 707-733 (1967)
- Bull, H.O.: Studies on conditioned responses in fishes. VII. Temperature perception in teleosts.
J.Mar.Biol.Assoc.U.Kingd. 21, 1-27 (1936)
- Bullock, T.H., Barrett, R.: Radiant heat reception in snakes.
Commun.behav.Biol.Part A, 1, 19-29 (1968)
- Bures, J., Petran, M., Zachar, J.: Electrophysiological methods in biological research.
Academic Press, 3. Ed., New York, London (1967)
- Burkhardt, D.: Die Eigenschaften und Funktionstypen der Sinnesorgane.
Ergebn.Biol. 22, 226-267 (1960)
- Dijkgraaf, S.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Fische.
Z.vergl.Physiol. 27, 587-605 (1940)
- Dijkgraaf, S.: The functioning and significance of the lateral-line organs.

Biol.Rev. 38, 1, 51-105 (1963)

Dijkgraaf, S.: Biological significance of the lateral line organs.
In: Lateral line detectors. P.H.Cahn (ed.), Indiana University Press, Bloomington-London (1967)

Dittler, R. Allgemeine Sinnesphysiologie.

In: Lehrbuch der Physiologie des Menschen. H.U. Rosemann (Hrsg.), Urban&Schwarzenberg, 28. Aufl., München, Berlin (1962)

Dodt, E.: The behaviour of thermoreceptors at low and high temperatures with special references to Ebbecke's temperature phenomenon.

Acta physiol.scand. 27, 295-314 (1953)

Drischel, H.: Die Meßfunktion biologischer Rezeptoren als regeltheoretisches Problem.

Naturwissenschaften 40, 496-504 (1953)

Fitzgerald, O.: Discharges from the sensory organs of the cat's vibrissae and the modification in their activity by ions.
J.Physiol. 98, 163-178 (1940)

Flechtner, H.J.: Grundbegriffe der Kybernetik.

Wissenschaftl.Verl.Ges., Stuttgart (1966)

Forster, R.P., Taggart, J.V.: Use of isolated renal tubules for the examination of metabolic processes associated with active cellular transport.

J.cell.comp.Physiol. 36, 251 (1950)

Frisch, K.v., Stetter, H.: Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze.

Z.vergl.Physiol. 17, 686-801 (1932)

Fühner, H.: Speisungsflüssigkeit für Selachierherzen.

Z.allg.Physiol. 8, 485-492 (1908)

- Gierke, H.E.v., Oestreicher, H.L., Franke, E.K., Parrack, H.O.,
Wittern, W.W.v.: Physics of vibrations in living tissues.
J.appl.Physiol. 4, 886-900 (1952)
- Grodins, F.S.: Control theory and biological systems.
Columbia University Press, New York, London (1963)
- Grüsser, O.J.: Informationstheorie und die Signalverarbeitung
in den Sinnesorganen und im Nervensystem.
Naturwissenschaften 59, 436-447 (1972)
- Hensel, H.: Afferente Impulse aus den Kälterezeptoren der äußeren
Haut.
Pflügers Arch.ges.Physiol. 256, 195-211 (1952)
- Hensel, H.: Biologische Regelungsvorgänge.
Die Umschau 54, 289-292 (1954)
- Hensel, H.: Über die Funktion der Lorenzinischen Ampullen der
Selachier.
Experientia 11, 325-327 (1955a)
- Hensel, H.: Quantitative Beziehungen zwischen Temperaturreiz und
Aktionspotentialen der Lorenzinischen Ampullen.
Z.vergl.Physiol. 37, 509-526 (1955b)
- Hensel, H.: Die Wirkung thermischer und mechanischer Reize auf
die Lorenzinischen Ampullen der Selachier.
Pflügers Arch.ges.Physiol. 263, 48-53 (1956)
- Hensel, H.: Spezifische und unspezifische Receptorfunktion
peripherer Nervenendigungen.
Pflügers Arch.ges.Physiol. 273, 543-561 (1961)
- Hensel, H.: Die Spezifität der Hautsinne.
Stud.Gen. 17, 471-478 (1964)
- Hensel, H.: Allgemeine Sinnesphysiologie, Hautsinne, Geschmack,
Geruch.

Springer, Berlin, Heidelberg, New York (1966)

Hensel, H.: Cutaneous thermoreceptors.

In: Handbook of sensory physiology, Vol.II, Somatosensory system. A. Iggo (ed.), Springer, Berlin, Heidelberg, New York (1973)

Hensel, H.: Static and dynamic activity of warm receptors in *Boa constrictor*.

Pflügers Arch. 353, 191-199 (1975)

Hensel, H., Boman, K.K.A.: Afferent impulses in cutaneous sensory nerves in human subjects.

J.Neurophysiol. 23, 564-578 (1960)

Hensel, H., Iggo, A., Witt, I.: A quantitative study of sensitive cutaneous thermoreceptors with C afferent fibres.

J.Physiol. 153, 113-126 (1960)

Hensel, H., Kenshalo, D.R.: Warm receptors in the nasal region of cats.

J. Physiol. 204, 99-112 (1969)

Hensel, H., Nier, K.: Integrated static activity of the ampullae of Lorenzini after long-term exposure to various temperatures.

Pflügers Arch. 323, 279-283 (1971)

Hensel, H., Nier, K.: Total shift from cold to warm sensitivity of the ampullae of Lorenzini.

Naturwissenschaften 63, 147 (1976)

Hensel, H., Wurster, R.D.: Static properties of cold receptors in nasal area of cats.

J.Neurophysiol. 33, 271-275 (1970)

Hensel, H., Zotterman, Y.: The responses of mechanoreceptors to thermal stimulation.

J. Physiol. 115, 16-24 (1951)

- Hoagland, H.: Electrical responses from the lateral-line nerves of catfish.
I.J.gen.Physiol. 16, 695-714 (1933a)
- Hoagland, H.: Quantitative analysis of responses from lateral-line nerves of fishes.
II.J.gen.Physiol. 16, 715-732 (1933b)
- Hodgkin, A.L., Katz, B.: The effect of sodium ions on the electrical activity of the giant axon of the squid.
J.Physiol. 108, 37-77 (1949)
- Hunt, C.C.: On the nature of vibration receptors in the hind limb of the cat.
J.Physiol. 155, 175-186 (1961)
- Hunt, C.C., McIntyre, A.K.: Properties of cutaneous touch receptors in cat.
J.Physiol. 153, 88-98 (1960)
- Iggo, A.: An electrophysiological analysis of afferent fibres in primate skin.
Acta neuroveg. 24, 225-240 (1963)
- Iggo, A.: Cutaneous thermoreceptors in primates and sub-primates.
J.Physiol. 200, 403-430 (1969)
- Iggo, A.: The mechanismus of biological temperature reception. In: Physiological and behavioural temperature regulation, J.D. Hardy, A.P. Gagge and J.A.J. Stolwijk (ed.), Charles C.Thomas, Springfield (1970)
- Keidel, W.D.: Aktionspotentiale des N. dorsocutaneus bei niederfrequenter Vibration der Froschrückenhaut.
Pflügers Arch.ges.Physiol. 260, 416-436 (1955)
- Keidel, W.D.: Vibrationsreception. Der Erschütterungssinn des Menschen.
Erlanger Forschungen, Reihe B, Naturwissenschaften, Bd. 2,

Univ.-Bibliothek, Erlangen (1956)

Keidel, W.D.: Grundprinzipien der akustischen und taktilen Informationsverarbeitung.

Ergebn.Biol. 24, 213-246 (1961)

Keidel, W.D.: Electrophysiology of vibratory perception.

In: Contribution to sensory physiology, Vol.III, W.D. Neff (ed.), Academic Press, New York, London (1968)

Kenshalo, D.R., Gallegos, E.S.: Multiple temperature-sensitive spots innervated by single nerve fibres.

Science 158, 1064-1065 (1967)

Kenton, B., Kruger, L., Woo, M.: Two classes of slowly adapting mechanoreceptor fibres in reptile cutaneous nerve.

J.Physiol. 212, 21-44 (1971)

Lindblom, U.F.: Phasic and static excitability of touch receptors in toad skin.

Acta physiol.scand. 59, 410-423 (1963)

Lindblom, U.F.: Properties of touch receptors in distal glabrous skin of the monkey.

J.Neurophysiol. 28, 966-985 (1965)

Lissmann, H.W.: The neurological basis of the locomotory rhythm in the spinal dogfish (*Scyllium canicula*, *Acanthias vulgaris*). I. Reflex behaviour.

J.exp.Biol. 23, 143-161 (1946)

Lowenstein, O.: Pressure receptors in the fins of the dogfish, *Scyliorhinus canicula*.

J.exp.Biol. 33, 417-421 (1956)

Lyman, J., Fleming, R.H.: Composition of sea-water.

J.Mar.Res. 3, 134 (1940)

McIntyre, A.K.: Some comparative observations on vertebrate

somatosensory function.

In: The somatosensory system, H.H. Kornhuber (ed.), Thieme, Stuttgart (1975)

Milhorn, H.T.: The application of control theory to physiological systems.

W.B. Saunders Comp., Philadelphia, London (1966)

Murray, R.W.: Electoreceptor mechanisms: The relation of impulse frequency to stimulus strength and responses to pulsed stimuli in the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs. J.Physiol. 180, 592-606 (1965)

Muus, B.J., Dahlström, P.: BVL-Bestimmungsbuch Meeresfische. BVL-Verlag, München (1968)

Necker, R.: Temperature sensitivity of thermoreceptors and mechanoreceptors on the beak of pigeons. J.comp.Physiol. 87, 379-391 (1973)

Nier, K.: Transformationscharakteristik von Vibrissenrezeptoren bei sinusförmiger Reiz-Zeitfunktion. Inaug.-Diss., Marburg (1970)

Nier, K.: Elektrodynamischer Mikrovibrator zur Applikation verschiedener Schwingungsformen in der Receptorphysiologie. Vortr.Bd.Wiss.Kongr.Medizin-Technik, Stuttgart (1972)

Nier, K.: Stabilization phenomena in synchronous neural activity of vibrissa receptors. In: The somatosensory system, H.H. Kornhuber (ed.), Thieme, Stuttgart (1975)

Nier, K.: Cutaneous sensitivity to touch and low-frequency vibration in selachians. J.comp.Physiol. 109, 345-355 (1976)

Nier, K.; Hensel, H.: Reizsynchronisation afferenter Entladungen von Vibrissenrezeptoren.

Proceed.I.Europ.Biophysics Congr., Vol.V, 139-143 (1971).

Nier, K., Hensel, H.: Special dynamic characteristics of thermosensitive afferents from the ampullae of Lorenzini.

J.comp.Physiol. 91, 241-246 (1974)

Nier, K., Hensel, H.: Amplitude- and phase-frequency response of cutaneous mechanoreceptors in selachians.

Pflügers Arch. 359, R 96 (1975)

Nier, K., Hensel, H., Bromm, B.: Differential thermosensitivity and electric prepolarization of the ampullae of Lorenzini.

Pflügers Arch. 363, 181-185 (1976)

Nier, K., Hensel, H., Bromm, B.: Interference of thermo- and electroreception in the ampullae of Lorenzini.

Pflügers Arch. 362, R 50 (1976)

Oestreicher, H.L.: On the theory of propagation of mechanical vibration in human and animal tissues.

USAF.Techn.Rep.No.6244, United States Air Force, Air Material Command Nov. (1950)

Oestreicher, H.L.: Field and impedance of an oscillating sphere in a viscoelastic medium with an application to biophysics.

J.acoust.Soc.Amer. 23, 707-714 (1951)

Oppelt, W.: Kleines Handbuch technischer Regelvorgänge.

Chemie-Verl., 4. Aufl., Weinheim (1964)

Poulos, D.A.: Trigeminal temperature mechanisms.

In: Oral-facial sensory and motor mechanisms, R. Dubner, Y. Kawamura (ed.), Appleton-Century-Crofts, Meredith. Corp., New York (1971)

Proske, U.: An electrophysiological analysis of cutaneous mechanoreceptors in a snake.

Comp.Biochem.Physiol. 29, 1039-1046 (1969)

- Regnart, H.C.: Investigations on the lateral sense organs of *Gadus merlangus*.
Proc.Univ.Durham Phil.Soc. 8, 55-60 (1928)
- Roberts, B.L.: The response of a proprioceptor to the undulatory movements of dogfish.
J.Exp.Biol. 51, 775-785 (1969a)
- Roberts, B.L.: The spinal nerves of the dogfish, *Scyliorhinus*.
J.mar.biol.Ass.U.K. 49, 51-75 (1969b)
- Roberts, B.L.: The co-ordination of the rhythmical fin movements of dogfish.
J.mar.biol.Ass.U.K. 49, 357-378 (1969c)
- Sand, A.: The function of the ampullae of Lorenzini, with some observations on the effect of temperature on sensory rhythms.
Proc.roy.Soc. B 125, 524-553 (1938)
- Schmidt, R.F.: Möglichkeiten und Grenzen der Hautsinne.
Klin.Wschr. 49, 530-540 (1971)
- Schmidt, R.F.: Somato-viscerale Sensibilität: Hautsinne, Tiefensensibilität, Schmerz.
In: Physiologie des Menschen, R.F. Schmidt, G. Thews (Hrsg.), Springer, Berlin, Heidelberg, New York (1976)
- Setzepfand, W.: Zur Frequenzabhängigkeit der Vibrationsempfindung des Menschen.
Z.Biol. 96, 236 (1935)
- Späth, M.: Die Wirkung der Temperatur auf die Mechanoreceptoren des Knochenfisches *Leuciscus rutilus* L.
Z.vergl.Physiol. 56, 431-462 (1967)
- Stevens, S.S.: The psychophysics of sensory function.
Amer.Scientist 48, 226 (1960)

- Stevens, S.S. Sensory power functions and neural events.
In: Handbook of sensory physiology, Vol.I, Principles
of receptor physiology, W.R. Loewenstein (ed.), Springer,
Berlin, Heidelberg, New York (1971)
- Talbot W.H., Darian-Smith, K., Kornhuber, H.H., Mountcastle, V.
B.: The sense of flutter-vibration: Comparison of the
human capacity with response patterns of mechanoreceptive
afferents from the monkey hand.
J.Neurophysiol. 31, 301-334 (1968)
- Tapper, D.N.: Stimulus-response relationships in the cutaneous
slowly-adapting mechanoreceptor in hairy skin of the cat.
Exp. Neurol. 13(4), 364-385 (1965)
- Tregear, R.T.: Physical function of skin.
Academic Press, New York, London (1966)
- Vallbo, A.B., Hagbarth, K.E.: Activity from skin mechanoreceptors
recorded percutaneously in awake human subjects.
Exp.Neurol. 21, 270-289 (1968)
- Varju, D.: Signalübertragung in Organismen und technischen Systemen.
Stud.Gen. 22, 1-29 (1969)
- Vossius, G.: Die Anwendung der Systemtheorie in der Biologie.
Stud.Gen. 18, 306-313 (1965)
- Wells, M.M.: Resistance and reactions of fishes to temperature.
Trans.III.Acad.Sci. 7, 48-59 (1914)
- Werner, G., Mountcastle, V.B.: Neural activity in mechanoreceptive
cutaneous afferent: stimulus-response relations,
Weber functions and information transmission.
J.Neurophysiol. 28, 359 (1965)
- Widen, L., Knutsson, E.: Impulses from single nerve fibres
recorded in man using microelectrodes.

Nature 213, 606-607. (1967)

Whitear, M.: The innervation of the skin in teleost fishes.

Quart.J.micr.Sci. 93, 289-305 (1952)

Witt, I., Hensel, H.: Afferente Impulse aus der Extremitätenhaut der Katze bei thermischer und mechanischer Reizung.

Pflügers Arch.ges.Physiol. 268, 582-596 (1959)

Wunderer, H.: Über Terminalkörperchen der Anamnier.

Arch.mikr.Anat. 71, 504-569 (1908)

Zemanek, H.: Elementare Informationstheorie.

Oldenbourg, Wien; München (1959)

Zimmermann, M.: Kybernetische Aspekte des Nervensystems und der Sinnesorgane.

In: Physiologie des Menschen, R.F. Schmidt, G. Thews

(Hrsg.), Springer, Berlin, Heidelberg, New York (1976)

PERSÖNLICHE DATEN UND ANMERKUNGEN

(7)

DANKSAGUNG

Mein besonderer Dank gilt Herrn Professor Dr. Herbert Hensel, meinem verehrten Lehrer, der durch sein stetes Wohlwollen die Durchführung der Untersuchungen ermöglichte.

Den Herren Professor Dr. O. Kinne und Dr. W. Greve danke ich für ihre Gastfreundschaft und Unterstützung an der Meeresstation der Biologischen Anstalt Helgoland.

Von der Deutschen Forschungsgemeinschaft wurde die vorliegende Arbeit durch das Schwerpunktprogramm "Receptorphysiologie" sowie durch das Gastforschungsprojekt an der Biologischen Anstalt Helgoland gefördert.

LEBENS LAUF

- 27.Sept.1940 geb. in Mülheim-Ruhr.
Von 1947 bis 1951 Besuch der Volksschule,
von 1951 bis 1960 des Städtischen Gymnasiums in Mülheim-Ruhr.
27.Febr.1960 Abitur.
Halbjähriges Industriepraktikum bei der AEG.
Ab WS 1960/61 Studium der Elektronik und Regelungstechnik an
der Technischen Hochschule Darmstadt.
Industrietätigkeit bei der Fa. Dietz-Elektronik
und der AEG.
Ab SS 1964 Entwicklungsarbeiten in der Steuerungselektronik
und Informationsverarbeitung.
1.Nov.1965 Diplom.
Ab Nov.1965 Wissenschaftl. Assistent am Physiolog. Institut
der Philipps-Universität Marburg.
Forschungsprojekte (Receptor-/Neurophysiologie),
Entwicklungsarbeiten (elektron. Meßtechnik) und
Beteiligung an den Lehraufgaben des Institutes.
Ab WS 1965/66 Ergänzende Studien der Naturwissenschaften (bes.
Angew. Physik und Biologie) sowie der Medizin.
Ab Aug. 1967 Regelm. jährl. Aufenthalte an der Meeresstation
der Biolog. Anstalt Helgoland als Gastforscher.
26.Sept.1969 Physikum.
6.Mai 1970 Promotion (Humanbiologie).
Ab SS 1971 Lehrbeauftragter der Medizin. Fakultät.
März/Apr.1972 Vortrags- und Informationsreise zu Forschungs-
zentren und Universitäten in den USA.
Ab Febr.1973 Dozent für Physiologie a.d. Universität Marburg.
27.Aug.1974 Medizin. Staatsexamen.
1.Dez.1975 Berufung zum Dozenten (nach HUG-Novelle).
3.Nov.1976 Habilitation.
Ab 1974/75/76 Mitglied versch. wissenschaftl. Gesellschaften:
Deutsche Physiologische Gesellschaft,
Deutsche Gesellschaft für Biomedizin. Technik,
Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte,
Deutsche Gesellschaft für Biophysik.

MEINE AKADEMISCHEN LEHRER

Die Professoren u. Dozenten a.d. Techn. Hochschule Darmstadt:

Barth (Elektron. Datenverarbeitung), Bosse (Allgem. Elektrotechnik, Laplace-Transformation und Zylinderfunktionen), Brunswig (Hochfrequenztechnik und HF-Meßtechnik), Buchholz (Theoret. Elektrotechnik), Dorer (Psychologie), Evers (Kunstgeschichte), Fröh-auf (Elektr. Meßtechnik), Gurland (Politologie), Jainski (Licht-technik), Jötten (Stromrichtertechnik), Kogon (Soziologie und Politologie), Kohlschütter (Chemie), König (Physik), Krämer (Elektr. Maschinen und Antriebe), Küpfmüller (Nachrichtentechnik), Laugwitz (Mathematik), Lebrecht (Allgem. Elektrotechnik), Lipfert (Betriebswirtschaft), Marguerre (Techn. Mechanik), Oppelt (Regelungstechnik und Signalverarbeitung in Regelanlagen), Piloty (Informatik und Digitalelektronik), Pleyer (Recht), Sacherl (Psychologie), Schlehta (Philosophie), Schmieden (Mathematik), Seulen (Elektrowärme), Stromberger (Mechan. Technologie), Titschack (Maschinenelemente und Maschinenkonstruktionen), Walther (Angew. Mathematik), Wiegand (Werkstoffkunde), Zinke (Röhren- und Halbleitertechnik, Hochfrequenztechnik).

Die Professoren u. Dozenten a.d. Philipps-Universität Marburg:

Barthelmai (Pädiatrie), Berendes (HNO-Heilkunde), Brück (Physiologie), Buchholz (Geburtshilfe und Gynäkologie), Dittrich (Pädiatrie), Dölle (Innere Medizin), Dorer (Psychologie), Eißner (Dermatologie), Exner (Orthopädie), Friederich (Dermatologie und Venerologie), Ganz (HNO-Heilkunde), Golenhofen (Physiologie), Graul (Radiologie), Hamelmann (Allgem. und Spezielle Chirurgie), Hensel (Physiologie), Hess (Röntgenologie), Heuser (Zahnheilkunde), Hildebrandt (Physiologie und Physikal. Medizin), Hohorst (Biochemie), Hort (Pathologie), Ihm (Med. Statistik und Dokumentation), Karlson (Biochemie), Klaus (Innere Medizin), Koransky (Toxikologie und Pharmakologie), Linneweh (Pädiatrie), Lütcke (Zoophysiologie), Lütcke (Psychiatrie und Neurologie), Mannheim

(Mikrobiologie), Martini (Innere Medizin), Neurath (Orthopädie), Nultsch (Botanik), Petry (Anatomie, Histologie und Embryologie), Pots (Gynäkologie), Reim (Augenheilkunde), Rodeck (Urologie), Rohen (Topogr. Anatomie), Schleyer (Gerichtsmedizin), Schmid (Pharmakologie und Toxikologie), Schmitz-Moormann (Pathologie), Seidel (Allgem. Biologie und Zoologie), Siegert (Hygiene und Bakteriologie), Straub (Augenheilkunde), Uhlarik (Geburtshilfe), Wesemann (Biochemie), Willenbockel (Pädiatrie), Wolter (Angew. Physik), Zilliken (Biochemie).

